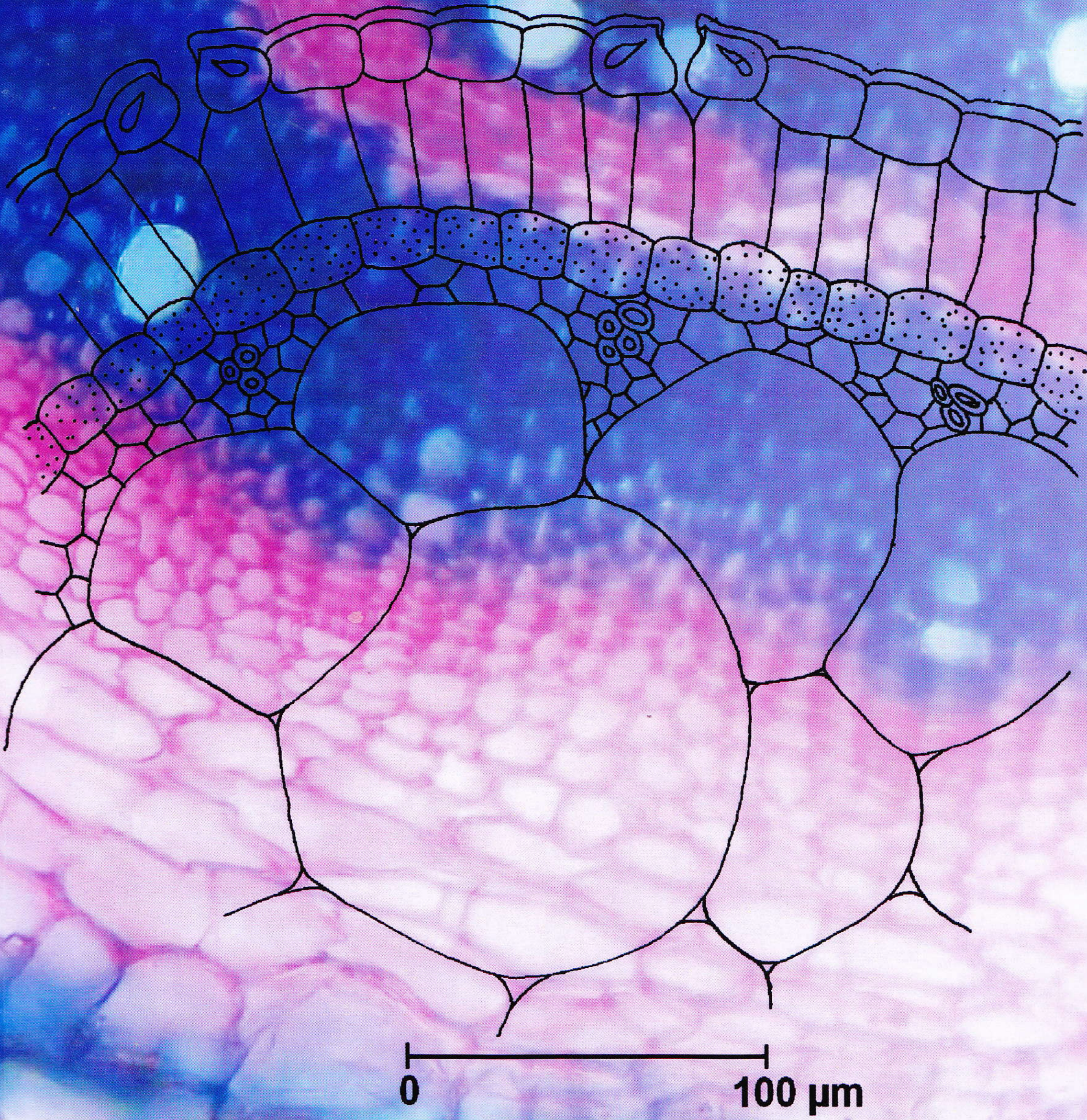
Marius-Nicuşor Grigore

INTRODUCERE ÎN HALOFITOLOGIE

Elemente de anatomie integrativă



MARIUS - NICUŞOR GRIGORE

INTRODUCERE ÎN HALOFITOLOGIE
Elemente de anatomie integrativă

MARIUS - NICUŞOR GRIGORE

INTRODUCERE ÎN HALOFITOLOGIE
Elemente de anatomie integrativă

EDITURA PIM, IAŞI, 2008

REFERENT ŞTIINŢIFIC:

Prof. univ. dr. CONSTANTIN TOMA
Membru al Academiei Române
Universitatea „Al. I. Cuza" Iaşi, Facultatea de Biologie

Tehnoredactare computerizată: Marius - Nicuşor Grigore

Coperta: Marius Mihăşan

Editura pim
Editură acreditată CNCSIS – 66/2010
Şoseaua Ştefan cel Mare şi Sfânt nr. 4, Iaşi – 700497
Tel.: 0730.086.676; Fax: 0332.440.730
www.pimcopy.ro

Descrierea CIP a Bibliotecii Naţionale a României
GRIGORE, MARIUS-NICUŞOR
Introducere în halofitologie. Elemente de anatomie integrativă / Marius-Nicuşor Grigore. - Iaşi : PIM, 2008
ISBN 978-606-520-073-9

579.6

Carte editată cu fonduri din Grantul PN II (Resurse Umane), TD-136/2007

Prefață

Halofitologia este o știință relativ nouă, care a luat naștere de puțin timp în străinătate, acolo unde eforturile tuturor celor care studiază plantele de sărătură se articulează pentru găsirea unor soluții la problemele globale ale omenirii, în special la cele legate de salinizarea ce amenință agricultura.

În literatura de specialitate din România, cu excepția unor lucrări izolate şi sporadice, nu a existat până acum o lucrare sintetică, integratoare, care să reunească cunoştințele complexe referitoare, în special, la anatomia plantelor de sărătură. Mai mult decât atât, nici în străinătate nu a fost redactată o asemenea lucrare, axată strict pe aspecte de anatomie, deşi există monografii despre biologia halofitelor, însă şi acestea, puține la număr.

În acest context, suntem încântați să salutăm pozitiv prima încercare de acest gen, din literatura românească de specialitate. Lucrarea are, înainte de toate, meritul de a promova în România conceptul de Halofitologie, dovadă a faptului că autorul lucrării este conectat la tendințele actuale şi are intenția de a se alinia preocupărilor mondiale în domeniul anatomiei plantelor.

Lucrarea este bine documentată, iar autorul a reuşit să treacă în revistă o vastă şi diversificată literatură de specialitate, la care a adăugat, armonios şi logic, rezultatele propriilor cercetări în ceea ce priveşte anatomia halofitelor. Toate acestea, pentru a rezulta o lucrare în care halofitele sunt tratate integrativ, mărturie în acest sens stând corelațiile de natură ecologică, funcțională, evolutivă, pe care autorul încearcă să le facă în repetate rânduri.

Textul, dens, bine scris, abundând în referințe bibliografice, este ilustrat de 141 figuri, microfotografii, scheme, parte dintre acestea fiind originale. Autorul a abordat câteva probleme spinoase în ceea ce priveşte anatomia halofitelor, cum ar fi: suculența, fenomenul de policambie, formațiunile secretoare de săruri, aranjamente foliare cu implicații diverse şi complexe în istoria halofitelor.

Dintre acestea, reține atenția în mod deosebit ipoteza referitoare la semnificația ecologică-adaptativă a policambiei, printre puținele emise în literatura de specialitate, pusă pe hârtie aproximativ în acelaşi timp cu alți autori, dar independent de aceştia; trebuie spus că autorii străini au explicat fenomenul, dar nu în contextul adaptărilor specifice halofitelor.

În altă ordine de idei, se încearcă aducerea şi adaptarea unui limbaj de specialitate relativ nou în literatura anatomică românească, dacă ne

referim la cel care pune accent pe tipurile de structuri foliare, mai ales la reprezentanţi ai familiei *Chenopodiaceae*.

Daca ne gândim la impactul salinităţii asupra prezentului şi viitorului omenirii, şi la interesul uriaş pe care plantele de sărătură îl ridică cercetătorilor din întreaga lume, putem să înţelegem foarte uşor utilitatea, locul şi importanţa unei asemenea lucrări, mai ales în România.

Atâta vreme cât Halofitologia este o ştiinţă complexă şi interdisciplinară, nu este greu de intuit gradul de adresabilitate a lucrării; ea se adresează tuturor celor care înţeleg că rezolvarea unor probleme complexe nu se poate face decât printr-o abordare complexă. Anatomia, şi încă una înţeleasă de autor într-o manieră integrativă, reprezintă o mică parte, dar totdeauna indispensabilă, atunci când vrem să aducem contribuţii la înţelegerea unui întreg.

Prin forma şi conţinutul ei, lucrarea la care ne referim este o bogată sursă de informaţii, menită să familiarizeze cel puţin pe cei interesaţi de problematica subiectului abordat şi cu unele dintre cele mai interesante adaptări ale halofitelor.

Lucrarea reprezintă, în egală măsură, dovada maturizării ştiinţifice a autorului, care nu-şi refuză nicidecum dreptul de a propune o viziune asupra halofitelor, în sens integrativ şi dincolo de tiparele pur descriptive ale anatomiei „clasice”.

Sperăm, în final, să nu greşim când afirmăm că această carte, prin intenţie, construcţie, abordare şi viziune, ar putea constitui, de fapt, „actul de naştere” al Halofitologiei în România. Ar fi o mult aşteptată şi frumoasă aliniere la tendinţele actuale mondiale.

Prof. univ. dr. CONSTANTIN TOMA
Membru al Academiei Române

Cuprins

Introducere

Halofitologia este ştiinţa care studiază plantele din habitatele saline. Definiţia pare simplă, dar numai la prima vedere. Complexitatea ei rezultă însă din dificultăţile legate de definirea exactă a halofitelor, precum şi a habitatelor saline. Dacă nu se precizează exact din ce punct de vedere se studiază halofitele, înţelegem, firesc, că este vorba de un studiu interdisciplinar, reunind contribuţii şi abordări din mai multe domenii ale Biologiei Vegetale.

Această ştiinţă este nouă, deşi problema salinităţii este destul de veche, atât ca factor universal, cosmogonic, reflectat în unele civilizaţii, cât şi ca factor fizic concret, actual, care ameninţă agricultura zilelor noastre. Înfiinţarea acestei noi ştiinţe este legată, probabil, şi de „anxietatea" omului modern, care a început să înţeleagă faptul că nu poate rămâne indiferent în faţa dezechilibrului produs de explozia demografică, pe de o parte, şi limitarea resurselor de hrană, pe de altă parte. Într-adevăr, salinitatea, şi în special cea antropogenă, rezultat al gestionării defectuoase a irigaţiilor, rămâne principalul factor care pune sub semnul întrebării viitorul agriculturii.

Fireşte, probleme complexe cer abordări complexe; deşi cercetătorii studiază segmente diferite şi aparent izolate în ceea ce priveşte halofitele, realitatea este că rezultatele pe baza cărora ar putea să se propună scenarii pentru viitorul agriculturii, trebuie să fie, în final reunite. Acesta este, credem, scopul halofitologiei: să reunească, pentru a putea înţelege; a înţelege, pentru a putea rezolva. Este vorba, deci, de o abordare holistică a halofitelor, ceea ce poate părea paradoxal în biologie, mai ales în zilele noastre.

Caracterul introductiv al lucrării nu are o valoare metaforică, ci una cât se poate de realistă. Niciodată nu vom avea în minte pretenţii exhaustive, atunci când abordăm probleme atât de delicate, deşi aceasta poate constitui o intenţie lăudabilă. Prima parte a titlului lucrării sugerează dorinţa de a introduce pe cei interesaţi în universul halofitelor şi de a delimita cadrul general al lucrării.

„Elementele" din a doua parte a titlului au scopul de a întări ceea ce am afirma mai sus. Ne-am propus să abordăm doar unele aspecte legate de anatomia halofitelor, deşi, trebuie spus, există mai multe aspecte care ar mai putea reţine atenţia.

Anatomia integrativă, ca mod de abordare propus, este de asemeni, expresia unei tendinţe de a privi totul ca pe un întreg, de a corela structuri

anatomice cu funcții, implicații ecologice, funcționale, adaptative, filogenetice. Vrem să fie înțeleasă atât în sens etimologic, care *caută* să integreze, cât şi ca intenție de a trece dincolo de tiparele anatomiei pur descriptive. O anatomie integrativă bazată, desigur, pe cea descriptivă, dar dincolo de granițele acesteia.

Acest nou tip de abordare îşi propune să integreze structura cu funcția şi caută, prin mijloace diferite, să ofere explicații (acolo unde şi cât este posibil), interpretări ecologice, funcționale sau de altă natură, plecând de la o structură histologică bine precizată.

Putem afirma că anatomia descriptivă are rolul de a evidenția structuri care servesc ca material interpretativ anatomiei integrative; niciodată o structură nu trebuie privită static, ci ca un suport pe baza căruia se desfăşoară nenumărate şi complicate fenomene. Structura trebuie să aibă un rol, o funcție, o semnificație, o valoare şi o importanță în viața plantei. Acestea trebuie identificate şi discutate. Acesta este rolul anatomiei integrative.

Definiția halofitelor

Nu putem vorbi deocamdată de o definiție unică a halofitelor. Acest lucru este sugerat, înainte de toate, de multitudinea interpretărilor făcute de diverşi autori asupra termenului. Astfel, Chapman (1960) descrie halofitele ca „plante tolerante la săruri”, Fernald (1950) le priveşte ca plante care „cresc pe soluri saline”. Dansereau (1957) le defineşte ca fiind „plantele care cresc exclusiv pe soluri sărate, de exemplu speciile de *Salicornia*”. Printre alte definiții, mai amintim: plante de soluri sărate sau alcaline (Corell şi Johnston, 1970), plante care pot tolera concentrațiile de săruri ce se găsesc în solurile sărate (Oosting, 1956), plante care tolerează diferitele săruri minerale din soluția solului, de obicei clorură de sodiu (Lawrence, 1951). Waisel (1972) defineşte halofitele ca „plante care cresc şi îşi desăvârşesc întregul ciclu de viață în habitate în care conținutul de săruri este ridicat.” De obicei, însă, termenul în sine este rezervat doar pentru plantele care apar în sărături în mod constant. Autorul sus-citat introduce un alt termen, cel de *pseudohalofite* (halofite „false”) pentru a desemna plantele care ocupă doar nişe ecologice nesărate în cadrul unor medii saline, sau acelea care apar în astfel de medii doar pentru perioade scurte, de exemplu pe parcursul sezonului ploios. Duncan (in Reimold şi Queen, 1974), realizând o listă cu halofitele care vegetează pe coastele Atlanticului şi în golfurile nordice ale Americii de Nord şi ale Mexicului, le consideră ca fiind acele plante care pot tolera apa de mare, pură sau diluată.

Dincolo de această bogăție de definiții atribuite halofitelor, de neconcordanța dintre ele, trebuie precizat de la început că şi multitudinea de habitate saline, în general, ridică anumite probleme prin terminologia lor, aşa cum vom vedea în alt capitol al lucrării. Definirea halofitelor, clasificarea şi taxonomia lor, precum şi adaptările pe care le-au dobândit trebuie corelate cu aceste habitate saline, cu efectele sărurilor asupra lor. Însă, determinarea exactă a acestor efecte şi modul în care acționează sărurile asupra plantelor nu sunt încă deplin înțelese. Asta din cauză faptului că există diferențe între concentrația şi compoziția sărurilor de la un habitat la altul, iar termenul de salinitate pare să se refere mai curând la concentrație decât la compoziția soluției solului.

La prima vedere, din analiza definițiilor amintite mai sus putem observa că accentul se poate muta de la percepția lor în sensul cel mai larg şi până la considerarea lor cât mai strict, punct de vedere care s-ar putea suprapune peste definiția halofitelor obligatorii. Această ultimă perspectivă credem că ar putea da naştere unei posibile confuzii, în sensul că, lăsând în

definiția halofitelor în general pe acelea care corespund celor obligatorii, există riscul ca celelalte categorii de halofite să rămână în afara definiției şi, prin urmare, logic, ar însemna că nu sunt halofite. De aceea, credem că o definiție mai largă, care să fie susținută şi de datele din teren, care să privească aceste plante în sensul cel mai larg al termenului, ar fi poate mai potrivită. Plantele care cresc pe sărături (şi folosim acest termen pentru a desemna toate tipurile de soluri sărate) trebuie considerate halofite, deoarece atestă dependența lor față de sol, de salinitatea acestuia, chiar dacă, firesc, în grade diferite şi în mod inegal. Catalogarea „a priori" a unor specii de plante drept halofite fără considerarea altora, mai puțin „clasice" pentru o percepție generală, ar fi poate un risc. Halofitele preferante, suportante, sau accidentale, deşi mai puțin „consacrate", sunt totuşi ancorate de o perspectivă ecologică, iar apariția lor pe o sărătură nu este lipsită de semnificație adaptativă, fitosociologică chiar. Cauzele apariției sau dispariției unei specii sunt în legătură cu mecanisme de adaptare, concurență, eliminare, luptă pentru supraviețuire.

Trebuie să avem în vedere că salinitatea solului, şi ne referim, desigur, la o salinitate excesivă, pe care multe plante, aşa-numitele glicofite, nu o pot suporta, reprezintă factorul principal care coordonează distribuția halofitelor. Numai aşa ne putem explica larga repartiție a halofitelor în regiuni ecologice şi climatice diferite, precum şi diversitatea lor taxonomică. Astfel, anumite genuri, şi chiar specii (*Atriplex halimus, Salicornia herbacea şi Juncus maritimus*) apar în sărături din zona temperată până în zona tropicală şi subtropicală (Waisel, 1972). Este uimitor cum plante atât de diferite din punct de vedere sistematic, evolutiv şi geografic s-au adaptat unor condiții edafice extreme, exprimate printr-o salinitate semnificativă. Este vorba, credem, de o convergență, modelată de acțiunea dominantă a unui factor, fireşte, însoțită de susținerea altor factori, cum ar fi umiditatea şi temperatura.

Halofite şi glicofite

În limbajul comun se face o distincție clară între halofite şi glicofite. Lingvistic şi grosso modo, aceşti doi termeni sunt considerați ca fiind antonime. Etimologic, halofitele, desemnează „plantele iubitoare de săruri" (hals- sare; phyton – plantă; philein – a iubi), în timp ce glicofitele sunt plante care preferă substratele „dulci". În realitate însă există un spectru de toleranță la săruri foarte larg, de la cele mai sensibile plante, care sunt afectate sever chiar de o concentrație mai mică de 50 mol^{-3} NaCl

(aproximativ a zecea parte din concentrația apei de mare), până la cele capabile să-şi desăvârşească ciclul lor de viață în condițiile unei concentrații de 500 mol^{-3} NaCl (concentrația apei de mare) (Sharma şi Gupta, 1986). Adesea, în literatura anglo-americană se foloseşte termenul de „salt plant", o traducere ad literam a termenului de halofită, folosit îndeosebi pentru plantele care pot creşte în prezența unor concentrații ridicate de săruri de sodiu. Jennings (1976) oferă o definiție ecologică a halofitelor: acestea sunt reprezentate de „flora nativă a mediilor saline". Uneori, definirea acestor habitate ridică anumite probleme, legate şi de faptul că salinitatea variază spațial şi temporal, determinând, implicit, statutul unor plante şi gradul lor de halofilie.

O altă definiție cu tentă ecologică reduce halofitele doar la acele plante care pot creşte satisfăcător şi pot concura cu alte specii în acelaşi habitat, definitivându-şi astfel ciclul de viață (Waisel, 1972). Scopul suprem şi ultim al plantei ar fi, deci, supraviețuirea şi asigurarea perpetuării speciei, deşi, cum vom vedea mai departe, halofitele dețin mecanisme adaptative care le permit în anumite situații să se sustragă acțiunii salinității nocive. Atâta timp cât definirea exactă şi adecvată a mediilor saline nu va constitui o problemă majoră, credem că definirea halofitelor ca specii care apar în aceste medii este cea mai potrivită. De altfel, Frey şi Basan (1985) privesc prezența halofitelor ca o parte necesară a definiției sărăturilor. Poate că ar fi mai corect, din punct de vedere ecologic şi cauzal a considera drept halofite plantele care cresc în aceste habitate şi trădează în esență strânsa lor dependență cu factorii de mediu locali, decât a enumera specii cărora să li se caute ulterior un mediu de viață. Această accepțiune ecologică, mai largă şi mai flexibilă, pare să fie cea mai recomandată atunci când vorbim de acest grup ecologic, heterogen de plante. Din acest punct de vedere, halofitele sunt acele specii pentru care sărătura este habitatul principal şi, în multe cazuri, singurul; glicofitele din flora sărăturilor maritime subordonează acele specii percepute ca apărând în habitate nesaline de interior (o astfel de abordare propune o definiție externă, nebiologică a sărăturilor maritime, contrazicând uneori sugestia oferită de Frey şi Basan, 1985) (cf. Adam, 1990).

Adam (1990) sugerează ca termenul de „halofită" să fie aplicat speciilor mai mult sau mai puțin limitate la sărături maritime sau alte habitate saline; folosirea termenului ar trebui făcută în sensul cel mai larg pentru toate speciile ce ocupă medii saline.

Termenul de glicofită se foloseşte în sens „tradițional" pentru a desemna speciile mai larg răspândite în habitate nesaline decât în cele

saline. Asta nu înseamnă, fireşte, că unele glicofite nu sunt tolerante la săruri într-o oarecare măsură; mai mult, în mod frecvent populațiile de sărătură ale speciilor glicofile sunt genetic adaptate habitatelor sărate (Adam, 1990).

Aproape toate plantele de cultură sunt glicofite. Ele au un avantaj selectiv pe solurile nesaline față de halofite, deoarece au o rată de creştere mai mare (Sharma şi Gupta, 1986).

Halofitele (uneori numite în engleză „ salt tolerant plants"), incluzând plantele de sărături maritime şi cele de mangrove, sunt organisme bine dezvoltate şi specializate, având trăsături morfologice şi fiziologice care le permit să se reproducă pe soluri cu mari concentrații de săruri (Khan şi Duke, 2001).

Poljakoff- Mayber şi Gale (1975) definesc halofitele ca fiind plantele care cresc în mod normal pe sărături maritime, în apă de mare sau pe soluri saline.

Din punct de vedere fiziologic, halofitele sunt recunoscute ca fiind plantele care pot supraviețui unor concentrații ridicate de electroliți în mediul lor (Flowers, Troke, Yeo, 1977); ceste medii sunt în mod normal dominate de NaCl, dar pot conține diferite alte săruri, cum ar fi: Na_2So_4, $Mg SO_4$, $CaSO_4$, $MgCl_2$, KCl şi Na_2CO_3.

Flowers, Hajibagheri şi Clipson (1986) definesc halofitele ca fiind speciile care cresc în medii ce depăşesc 100 mol m^{-3}.

Clasificarea halofitelor

Acesta este un capitol complex, divers şi nu lipsit de controverse şi discuții practic interminabile. De-a lungul vremii au fost propuse mai multe clasificări, însă nici una nu pare să fie pe deplin satisfăcătoare, pentru că nu există un criteriu unificator, ci mai multe criterii, în funcție de care halofitele au fost categorisite în consecință. Încercările de clasificare au ținut cont, în principal, de trei criterii majore. Astfel, unii autori au ținut seama de conținutul de săruri din solul habitatelor native. Alții au avut tendința să accentueze importanța originii sărurilor şi au catalogat halofitele corespunzător. În fine, unii au pus accent pe răspunsul plantelor la salinitate (Waisel, 1972). Deşi pot să pară reducționiste şi unilaterale, credem că fiecare clasificare propusă, aşa cum vom vedea mai jos, îşi are meritul ei.

În continuare, vom trece în revistă aceste clasificări, într-o ordine cronologică.

Contejean (1881) (cf. Vilbouchevitch, 1892) se referă la 3 clase mari de halofite:

1. Specii exclusiv sau aproape exclusiv maritime (în număr de aproximativ 60);

2. Specii maritime mai puţin exclusiviste, care se propagă adesea pe solurile mai puţin sărate şi chiar lipsite complet de săruri (circa 40 specii);

3. Specii maritime aproape indiferente, întâlnindu-se adesea mai mult în zonele continentale, decât în regiunile litorale; dintre acestea, cea mai mare parte par fixate în vecinătatea mării datorită influenţei condiţiilor climatice şi staţionale, mai puţin din cauza unei necesităţi reale de săruri marine (cam 40 specii).

Putem vedea, aşadar, că la baza acestei clasificări stă salinitatea (marină), în funcţie de care plantele cele mai îndepărtate de mare (ca „rezervor salin") sunt mai puţin tolerante faţă de săruri, decât cele aflate aproape de ţărmul marin, unde concentraţia sărurilor este mai mare.

Chermezon (1910), referindu-se la flora litorală (pe care o împarte în xerofilă şi halofilă), împarte halofitele în trei categorii:

1. Flora plajelor, care ocupă o zonă foarte restrânsă, în care se găsesc foarte puţine specii continentale sau aproape deloc; multe specii pot avansa mai mult sau mai puţin în zona dunelor şi invers.

Cele mai caracteristice specii sunt: *Cakile maritima, Eryngium maritimum, Statice bellidifolia*[1]*, Polygonum maritimum* etc.

Multe specii de plaje par să fie puţin exigente din punct de vedere al sărăturării, care este puţin considerabilă, cel puţin în regiunea mai îndepărtată de mare. Ea este, însă, suficientă pentru a elimina speciile continentale. Plantele de plajă stabilesc tranziţia între psamofite şi alte halofite.

2. Flora stâncăriilor ocupă şi ea o zonă restrânsă, formată de galete şi stânci situate în vecinătatea mării şi expuse stropilor aduşi de valuri.

Acţiunea apei marine este aici mai puternică decât pe plaje şi caracterele plantelor sunt net de halofilie.

Din această zonă sunt citate: *Crambe maritima, Silene maritima, Plantago macrorhiza, Statice dodartii* etc.

---

[1] Pe parcursul acestul capitol, ca de altfel pe parcursul întregii lucrări, am păstrat denumirile native ale taxonilor, aşa cum apar în lucrările pe care le-am consultat şi pe care le cităm; nu este scopul nostru să le sinonimizăm sau actualizăm. Pentru detalii în acest sens, cel puţin pentru genurile româneşti, a se vedea lucrarea „*Halofitotaxonomia. Lista plantelor de sărătură din România*" (Grigore, 2008).

Aceste plante, la fel ca şi cele din zona precedentă, prezintă anumite trăsături adaptative, asupra cărora nu insistăm aici.

3. Flora mlaştinilor sărate este singura dintre florele halofile, care ocupă uneori întinderi considerabile; ea formează pe țărmurile joase şi în lungul estuarelor o bandă a cărei lărgime variază cu profilul terenului şi prezintă un număr mare de specii caracteristice: *Frankenia pulverulenta, Spergularia marginata, Aster tripolium, Plantago maritima, Atriplex littoralis, Salsola soda, Triglochin maritimum* etc.

Este flora cea mai bine individualizată a regiunii litorale şi este de asemenea, cea mai halofilă. Aici, sărăturarea este destul de considerabilă, ceea ce explică raritatea speciilor continentale. Caracterele plantelor de aici sunt halofile, atingând în acest sector maximul de expresie.

Prodan (1922) sugerează o clasificare interesantă, oarecum pe relația efect-cauză şi nu invers, în sensul că „sărăturile naturale, care, după gradul umidității şi, în parte, *după plantele caracteristice* se împart în: sărături uscate, mlaştini sărate şi lacuri sărate". Deci, el împarte halofitele după mediile lor de viață. Este o clasificare ecologică, ce ține seama de anumiți factori de mediu. Rezultă, în acest sens, că se disting halofite de sărături uscate, de mlaştini sărate şi de lacuri sărate; aceste trei categorii de halofte aşa cum vom vedea în alt capitol, prezintă trăsături histo-anatomice diferite.

Acelaşi autor mai propune o clasificare a florei de sărătură: flora de primăvară, care cuprinde plante ce înfloresc în timpul primăverii şi țin până vara; floră de toamnă, cu plante ce înfloresc în timpul verii şi țin până toamna târziu. Fiecare din aceste două categorii de floră este descrisă şi analizată separat.

Alte clasificări țin cont de un alt criteriu, şi anume contactul dintre săruri şi țesuturile diferitelor organe ale plantei expuse acțiunii salinității. Astfel, în habitatele terestre, contactul apare între rădăcini şi salinitatea solului (halofite terestre). La habitatele marine, sau în sărături maritime, sărurile vin în contact fie cu rădăcinile plantei (halofite emerse sau higrohalofite), fie cu întregul corp al plantei (halofite submerse sau hidrohalofite). Plantele de coastă sau deşertice, cele ale căror organe sunt afectate de particulele de sare sau de stropii sărați, se numesc aerohalofite (Waisel, 1972). Totodată, trebuie ținut seama şi de conținutul total de săruri sau de umiditatea solului. În acest sens, sunt halofite care preferă locuri nedrenate, constant umede (higrohalofite şi hidrohalofite), în vreme ce altele rezistă doar în medii sărate, dar relativ uscate (xerohalofite).

Stocker (1928) clasifică habitatele saline în:

1. Acvatic-haline
2. Terestro-haline:
   - higrohaline;
   - mezohaline;
   - xerohaline;
3. Aero-haline
   - habitate afectate de pulverizarea cu picături de apă sărată (maritime);
   - habitate afectate de uscăciunea sărată (deşerturi sărate).

După cum putem vedea, este o clasificare bazată pe originea sărurilor şi pe organele plantelor care sunt afectate de sare. Plantele sunt clasificate în consecinţă, în conformitate cu aceste habitate. În toate cazurile, salinitatea este definită ca fiind conţinutul de săruri al solului, în jur de 0,5 % NaCl, calculată pe baza greutăţii uscate a acestuia.

Guşuleac (1933), studiind vegetaţia halofilă din Bucovina şi vizând colonizarea naturală a sărăturilor cu plante, stabileşte 3 grupe de plante:

1. normale, *nehalofite*, care ocolesc sărăturile, deoarece concentraţia prea mare în săruri stânjeneşte aprovizionarea lor cu apă;
2. *halofite facultative*, care suportă un grad mai mare sau mai mic de salinitate şi care cresc pe locuri sărate mai mult din cauza concurenţei prea mari care domneşte pe locuri nesărate;
3. *halofite obligatorii,* care au nevoie pentru dezvoltarea lor normală de o cantitate abundentă de sare.

Cu acest prilej, ne îngăduim o paranteză. În ceea ce priveşte anumite clasificări, în special ale unor autori români de până la al Doilea Război Mondial, să spunem, nu ştim exact considerentele care i-au condus la asemenea sisteme de clasificare. Chiar dacă ar fi fost preluate din literatura de specialitate străină a vremii, un lucru trebuie întărit totuşi: sunt clasificări rezultate în urma unei îndelungate activităţi de teren, şi nu a unei activitatăţi rigide, ci uneia aşezate, însoţită de numeroase şi logice observaţii ecologice, integratoare. Valoarea lor, dintr-o asemenea perspectivă, rămâne una importantă, şi nu (numai) istorică, trebuie spus clar. Având o vastă experienţă ca botanişti, autorii menţionaţi au putut trasa, deşi subconştient, şi coordonate statistice, în sensul că specii apărând relativ constant, în habitate relativ constante, au putut fi extrapolate şi în alte direcţii; ele capătă, deci, sens şi valoare prin repetabilitate şi stabilitate; nu sunt

clasificări fiziologice, sau rezultate experimental, şi nici nu puteau fi altfel, din motive evidente.

Clasificarea lui Iversen (1936) se bazează în principal pe conținutul de săruri al habitatului. Autorul a distins un număr de intervale de salinitate şi a presupus că acestea se suprapun peste intervalele de toleranță a plantelor la săruri. El propus următoarea clasificare a habitatelor:

1. oligohaline, conținând 0,01-0,1 % NaCl;
2. mezohaline, conținând 0,1-1,0 % NaCl;
3. polihaline, conținând 1% NaCl şi mai mult.

Plantele ce populează astfel de medii sunt numite în concordanță cu această terminologie. Mai mult, au fost sugerate diferite combinații pentru plantele care ocupă habitate cu intervale de salinitate largi (de exemplu, *oligomezohalofite*). Plantele care viețuiesc în toate aceste trei habitate au fost categorisite ca *eurihalofite*, iar cele specifice habitatelor polihaline au fost numite *euhalofite.* Cum vom vedea mai departe termenul de eurihalofite s-a încetățenit treptat în terminologia generală şi exprimă halofitele cu un interval larg de salinitate; cel de euhalofite este înțeles de unii autori ca halofite „adevărate”, sau halofite obligatorii.

O încercare de a clasifica halofitele în conformitate cu răspunsul lor la conținutul intern (celular) de săruri a fost făcută de Steiner (1935):

1. halofite suculente: plante care pot tolera concentrații ridicate de clor în sucul celular datorită dezvoltării țesutului lor acvifer (*Salicornia herbacea*);

2. halofite nesuculente: plante care rezistă sărurilor prin desalinizarea țesuturilor lor şi prin secreția excesului de săruri prin glandele salifere (*Spartina alterniflora*);

3. tipul acumulator: plante care nu au mecanisme speciale pentru îndepărtarea sărurilor; concentrația sărurilor în țesuturile unor asemenea plante creşte până ce planta moare (*Juncus gerardi, Suaeda fruticosa*).

Prodan (1939) împarte plantele de sărătură în trei categorii „*după felul cum pot suporta sarea”:*

1. Prima categorie cuprinde plante care cresc exclusiv în sărături sau în ape sărate şi numai excepțional în alte locuri: *Zostera marina, Ruppia rostellata, Juncus gerardi, Atriplex hastata, Aster tripolium, Artemisia salina* etc.

2. A doua categorie cuprinde plante care, în afară de sărături şi ape sărate, pot trăi şi în alte locuri (ape, mlaştini, nisip etc.): *Najas minor, Beckmannia eruciformis, Carex distans, Spergularia marginata* etc.

3. A treia categorie reuneşte plante care trăiesc în alte terenuri şi numai rar sau întâmplător trec şi pe terenuri sărate; unele trădează un început de halofilie: *Triglochin palustris, Andropogon ischaemum, Polygonum aviculare, Tamarix pallasii* (potrivită pentru plantarea locurilor sărate). Trebuie spus că şi aceasta este o clasificare mai curând ecologică, întărită de observații expediționare.

Van Eijk (1939), folosind o clasificare bazată pe distribuția plantelor, ca şi pe anumite răspunsuri ale acestora, împarte halofitele în:

1. plante care tolerează sărurile, dar al căror optim de dezvoltare este în habitate nesaline;
2. plante care au un optim de dezvoltare în medii saline.

Fiecare din aceste două categorii a fost subîmpărțită în :

a. plante care apar doar în habitate saline;
b. plante care apar şi în habitate nesaline.

Chapman (1942) urmăreşte în general clasificare lui Iversen (1936), dar adoptă limita de salinitate de 0,5 % (stabilită de Stocker). Conform lui Chapman, halofitele se împart în:

1. miohalofite - plante care cresc în habitate cu salinitate redusă (sub 0,5 % NaCl);
2. euhalofite, plante care cresc în habitate puternic saline. Acestea au fost împărțite în trei subcategorii:

a. mezohalofite - plante care cresc în habitate cu un interval de salinitate de 0,5-1%;
b. mezoeuhalofite, plante care cresc în habitate cu o salinitate de 0,5 % şi mai mult;
c. eueuhalofite, plante ce vegetează în medii cu cel puțin 1% salinitate;

Aşa cum vom putea vedea mai departe, termenul generic de euhalofite se suprapune oarecum peste cel de halofite obligatorii.

O clasificare a halofitelor pe baza capacității de reglare a presiunii osmotice a fost propusă de Henkel şi Shakhov (1945):

1. euhalofite – plante care acumulează cantități mari de săruri în organele lor, cresc pe soluri cu conținut foarte mare de săruri: *Salicornia europaea, Suaeda maritima, Salsola soda;*

2. crinohalofite – sunt plante care secretă săruri, dezvoltându-se pe solurile puternic pînă la slab sărăturate (*Statice gmelinii, Tamarix gallica*); secreția sărurilor la suprafața organelor este realizată de glande speciale;

3. glicohalofite – nepermeabile pentru săruri: *Artemisia maritima, Artemisia salina,* respectiv plantele mediilor dulci, cu capacitate limitată de adaptare la salinitate;

4. halofite cu acumulări locale de săruri – *Atriplex tatarica*; sărurile traversează protoplasma şi se acumulează în aglomerări speciale pe frunze.

Genkel şi Shakone (1946) (cf. Walsh, 1975) clasifică halofitele în:

1. euhalofite (acumuloatore de săruri);
2. crinohalofite (secretoare de săruri);
3. glicohalofite (impermeabile pentru săruri);
4. specii la care sărurile sunt localizate în structuri speciale.

Keller (cf. Maximov, 1951; cf. Milică, 1982) împarte halofitele în:

- euhalofite - (*Suaeda, Salsola, Salicornia*) plante ce se caracterizează printr-o foarte mare rezistență la săruri, pe care le acumulează în celule fără a fi toxice; sucul celular ajunge la o presiune osmotică de peste 100 atmosfere, asigurând astfel absorbția unor noi cantități de apă şi săruri minerale, îndeosebi NaCl. Principala caracteristică a acestora este suculența frunzelor şi a tulpinilor.
- crinohalofite - (*Statice gmelini, Tamarix gallica* şi alte specii răspândite în stepe şi deşerturi) plante ce absorb mari cantități de săruri din sol, dar le elimină pe frunze datorită prezenței unui mare număr de glande excretoare. Pe vreme secetoasă, la suprafața frunzelor se observă un strat de săruri uscate, suflate de vânt sau spălate de ploaie.
- glicofite - (*Artemisia maritima, Artemisia salina*), sunt plante adaptate a trăi pe soluri cu un conținut nu prea ridicat de săruri; acumularea acestora în celule este toxică; aprovizionarea cu apă se face cu ajutorul unor substanțe osmotic active (precum glucidele solubile şi acizii organici), înmagazinate în cantități ridicate în sucul celular.

Harmer et al. (1953) împarte speciile agricole glicofile şi halofile în patru categorii, în funcție de răspunsul lor la salinitate:

1. plante care nu manifestă nici un răspuns față de sodiu în condițiile unei deficiențe de potasiu;
2. plante care răspund pozitiv la sodiu în condițiile unei deficiențe de potasiu;
3. plante care arată un răspuns uşor pozitiv față de sodiu atunci când potasiul este abundent;
4. plante care arată un răspuns de creştere pozitiv important față de sodiu atunci când potasiul este abundent.

Această clasificare a avut ca scop să determine mai mult efectele salinității asupra speciilor nehalofitice decât asupra celor halofitice.

Țopa (1954) împarte plantele de pe terenurile sărate mai întâi în stenohaline, cu un diapazon îngust de salinitate (*Halocnemum strobilaceum, Frankenia pulverulenta*) şi eurihaline, cu un interval mai larg de salinitate (*Limonium gmelinii, Aster tripolium* etc.), ulterior le clasifică în:

1. halofite obligatorii – specii proprii sărăturilor, care au nevoie pentru dezvoltarea lor de o cantitate considerabilă de săruri uşor solubile: *Camphorosma annua, Halocnemum strobilaceum, Salicornia herbacea, Suaeda maritima* etc.;

2. preferante – specii care „preferă” sărăturile unde-şi află condiții optime de trai: *Atriplex tataricum, Lotus tenuifolius, Tamarix ramosissima;*

3. suportante – suportă sărurile fără a putea concura cu vegetația autohtonă, locală: *Rumex maritimus, Polygonum aviculare, Atriplex hastata* etc;

4. accidentale – specii care ajung în mod accidental pe sărături, unde nu se pot menține: *Rumex hydrolapathum, Poa annua, Molinia coerulea* etc.

În 1956, Kovda (cf. Sandu, 1984), în funcție de cerințele lor ecologice, fiziologice şi biogeochimice, împarte plantele de pe solurile sărăturate în:

1. halofite suculente (cărnoase), reprezentate de: *Salicornia europaea, Halocnemum strobilaceum, Petrosimonia brachiata*. Ele se dezvoltă pe solurile umede, cu ape freatice puternic mineralizate, situate la mică adâncime (0,5 – 1,2 m – solonceacuri);

2. halofite semisuculente, care se dezvoltă în zona semipustiurilor şi pustiurilor;

3. halofite xerofile, reprezentate de *Heleocharis, Copparis herbacea, Salsola dendroides.* Acestea favorizează procesele de dezalcalizare şi desalinizare a solului;

4. plantele din stepele uscate şi semipustiuri – sunt reprezentate prin pelinuri, graminee, leguminoase şi specii efemere.

Bucur şi colab. (1957) împarte halofitele în următoarele grupe:

- halofite obligate (halofite stricte sau, simplu, halofite); sunt plantele care nu trăiesc decât pe sărături: *Salicornia herbacea, Salsola soda, Atriplex hastata, Plantago schwarzenbergiana, Petrosimonia triandra* etc.
- halofite facultative (halofite adaptabile sau, simplu, plante adaptabile la salinitate), adică specii de plante care se dezvoltă atât pe sărături, cât şi pe soluri normale, însă pe sărătură se dezvoltă mai

pipernicit şi se usucă mai repede, când vine perioada uscată sau la secete mari: *Lepidium ruderale, Poa bulbosa, Matricaria chamomilla;*

- halofobe, plante, la care masa vegetală scade o dată cu creşterea gradului de salinitate.

Acelaşi autor, folosind un alt criteriu, şi anume acela bioecologic, pentru plantele întâlnite pe soluri cu strate sărate în profilul solului, le împarte în:

I. Halofite (plante care trăiesc pe medii salinizate)

1) Euhalofite - halofite strict adaptate la salinitate. Plante halofil stricte (strict obligate la salinitate) sunt exclusiv preferante şi nu trăiesc decât pe medii salinizate cu tot sistemul radicular, sau numai cu o parte din el, atât ca plantule, cât şi ca plante mature.

2) Neohalofite - plante adaptate la salinitate. Plante în curs de adaptare la mediul sărăturat. Sunt suportante şi preferante facultativ, ce pot trăi atât pe medii nesalinizate cât şi pe medii salinizate, cu o parte sau cu tot sistemul lor radicular.

II. Nehalofite (plante care nu trăiesc pe medii salinizate)

Sunt plante neadaptate la medii salinizate, netolerante față de concentrații mari de săruri. Față de concentrații ceva peste 30 – 40 mg s.s.% pot să fie tolerante şi preferante. Se întâlnesc pe soluri cu stratul salinizat în profilul solului, situat în adâncime, încât sistemul radicular nu atinge stratul salinizat; de aceea pot fi observate, pe unele sărături, alături de halofite cu rădăcină adâncă.

Euhalofitele pot fi euhalofile: foarte slabe, slabe, potrivite, puternice, foarte puternice; respectiv neohalofitele pot fi neohalofile: foarte slabe, slabe, potrivite, puternice şi foarte puternice.

Ținând cont de umiditate ca factor secundar, Bucur şi colab. (1957) împarte halofitele în *xerohalofite* şi *higrohalofite*[2] **.**

- *xerohalofitele* sunt strict adaptate la salinitate şi la uscăciune în perioada de maximă dezvoltare vegetativă;
- *higrohalofitele* sunt adaptate la salinitate şi la umiditate permanentă în sol;

---

[2] prin sol salinizat şi uscat se înțelege acela până la apa higroscopică în perioada de vegetație; solul salinizat şi umed este cel care în timpul perioadei de vegetație, are apa necesară plantelor.

◆ *mezohalofitele* sunt adaptabile la salinitate şi la umiditate intermediară în sol.

În clasificarea sa, Bucur şine seama şi de alţi factori ai mediului, care ne dau o imagine mai amplă asupra halofitelor.

Aşadar, faţă de căldura aerului şi cea din sol, *euhalofitele,* respectiv *neohalofitele* pot fi: *megaterme, mezoterme* şi de trecere spre *microterme.*

Faţă de lumină, majoritatea *euhalofitelor* sunt *heliofile*, mai puţine *sciafile* .

La rândul lor, faţă de acelaşi factor, *neohalofitele* sunt în majoritate sunt *heliofile* şi mai puţine *sciafile* sau *umbrofile*.

Faţă de reacţia chimică a soluţiei solului, majoritatea *euhalofitelor* sunt *alcalinofile*; foarte puţine sunt şi *neutrofile* în primele stadii ale vieţii; alcalinofilele sunt: slabe, puternice şi foarte puternice, stricte sau facultative.

Neohalofitele, la rândul lor sunt *alcalino-tolerante*: foarte puternice, puternice şi slabe; multe sunt *neutrofile* şi *alcalinofile*.

În ceea ce priveşte ecotipul, *euhalofilele* se încadrează în diferite edafotipuri şi anume: *cenotipuri de păşune, de fâneţe, pioniere, premergătoare sau de echilibru* şi relativ puţine de lanuri cultivate; iar *neohalofilele* sunt şi ele: *cenotipuri de păşune, fâneţe*, cu frecvenţă de *pioniere,* de *premergătoare* sau *de echilibru pedoclimatic*, şi câteva sunt cenotipuri de lanuri cultivate.

Această clasificare ni se pare deosebit de interesantă şi de consistentă. Autorul, studiind halofitele din păşunile şi fâneţele de sărătură din depresiunea Jijia-Bahlui, stabileşte metode riguroase pentru determinarea gradului de halofilie la aceste plante, metode bazate, printre altele, pe măsurarea salinităţii în stratul rizosferic al speciilor luate în studiu şi pe dezvoltarea masei vegetale. S-au putut face, în cele din urmă, corelaţii cuantificabile între concentraţia de săruri din profilul solului şi apariţia şi dezvoltarea unei anumite specii, corelaţii exprimate şi prin metode grafice.

Din clasificarea lui Bucur şi colab. (1957) se mai pot desprinde şi alte idei, cum ar fi:

- fiecare specie spontană, care vegetează pe slouri cu strate salinizate în profilul solului, se dezvoltă între un minim şi un maxim de salinitate, care reprezintă intervalul de toleranţă sau intervalul de preferanţă al plantei spontane la o anumită salinitate în stratul cu rădăcini.

- atât minimul, cât şi maximul de salinitate se pot exprima printr-un interval de salinitate, ceea ce înseamnă, de fapt, că fiecare specie spontană care se găseşte pe soluri cu straturi salinizate în profilul acestuia, poate să germineze la o salinitate minimă, iar spre maturitate planta se adaptează imediat la o salinitate mai mare; planta găseşte

salinitatea minimă în stratele de la suprafață, care sunt totdeauna mai puțin salinizate, în vreme ce salinitatea maximă o găseşte la vârful rădăcinilor, unde salinitatea este în general mai mare.

Față de cele prezentate mai sus, ne permitem unele precizări suplimentare. Clasificarea făcută de Bucur şi colab. este strâns legată de gradul de halofilie al plantelor de sărătură, adică al afinității unei specii (exprimată de regulă prin creşterea masei vegetale, cuantificată de autori) pentru un interval de salinitate, în limitele căruia ea staționează.

Aplicând metode diferite de stabilire a gradului de halofilie a plantelor se pot detaşa câteva concluzii:

1. La unele specii, masa vegetală creşte o dată cu creşterea salinității solului în stratul cu rădăcini. Aici se pot subscrie două subgrupe:

a. unele, la care creşterea masei vegetale are loc la concentrații mari de săruri solubile în stratul cu rădăcini (peste 100 mg %); ceastă observație se suprapune peste definiția halofitelor obligatorii. În tabelul 1 redăm intervalele de toleranță pentru câteva astfel de specii.

Nr. crt	Specia	Limitele dezvoltării masei vegetale (în % sau indivizi/m^2)	Intervalul de preferanță în mg. s. s. %
1	*Salicornia herbacea*	0-13 i/m^2	810-980
2	*Salsola soda*	0-3	1460-1680
3	*Atriplex hastata*	0-95 %	750-1600
4	*Plantago tenuiflora*	0-85 i/m^2	140-520
5	*Lepidium latifolium*	0-45	230-600
6	*Scorzonera austriaca*	5-30 %	1850-2150
7	*Plantago schwarzenbergiana*	0-42 i/m^2	400-625
8	*Lepidium cartilagineum*	5-18 i/m^2	680-1045
9	*Atriplex littoralis*	5-45 %	1230-1900
10	*Heleochloa schenoides*	0-25 i/m^2	142-178
11	*Podospermum canum*	1-45 %	208-245
12	*Crypsis aculeata*	1-40 %	410-430
13	*Aster tripolium*	0-65 %	720-920
14	*Petrosimonia triandra*	1-70 %	220-870
15	*Leuzea salina*	1-125 i/m^2	130-358
16	*Peucedanum latifolium*	1-60	93=159
17	*Ranunculus sardous*	2-65 %	87-127
18	*Camphorosma ovata*	0-80 %	920-1780
19	*Aster cinereus*	1-60 %	60-260
20	*Artemisia maritima*	0-60 %	70-580
21	*Petrosimonia triandra*	1-35 %	230-3230
22	*Puccinellia distans*	1-95 %	319-750
23	*Kochia prostrata*	1-30 %	740-1790
24	*Limonium gmelinii*	20-60 %	1050-1660

Tabelul 1 (după Bucur şi colab., 1957)

b. altele, a căror masă vegetală creşte o dată cu salinitatea solului în stratul cu rădăcini, dar la salinităţi mici, şi în general sub 100 mg %. În tabelul 2, prezentăm câteva astfel de specii, cu intervalele de toleranţă corespunzătoare.

Nr. crt.	Specia	Intervalul de variaţie a masei vegetale exprimată în procente sau indivizi/m^2	Intervalul de salinitate corespunţător, mg s.s. %
1	*Trifolium hybridum*	2-30 %	60-67
2	*Lythrum virgatum*	21-70 i/m^2	46-67
3	*Oenanthe silaifolia*	0-50 %	54-62
4	*Gratiola officinalis*	0-90 %	65-80
5	*Medicago lupulina*	5-60 %	60-74
6	*Festuca pratensis*	0-10 %	75-110
7	*Phalaris arundinacea*	1-95%	75-100
8	*Glyceria aquatica*	4-60%	88-96
9	*Beckmannia erucaeformis*	4-90%	67-105
10	*Plantago lanceolata*	1-30%	27-49
11	*Taraxacum officinale*	1-55%	82-100
12	*Lolium perenne*	5-25%	70-90
13	*Potentilla reptans*	1-80%	63-78
14	*Lathyrus tuberosus*	1-45%	73-104

Tabelul 2 (după Bucur şi colab., 1957)

2. La alte specii, masa vegetală scade o dată cu creşterea salinităţii în stratul cu rădăcini; şi aici putem vorbi de două subgrupe:

a. unele, la care se observă scăderea masei vegetale o dată cu creşterea salinităţii în stratul cu rădăcini la concentraţii mari de săruri; descrierea aceasta corespunde definiţiei halofitelor facultative sau adaptabile la salinitate. În tabelul 3 prezentăm câteva astfel de specii, cu intervalele de toleranţă corespunzătoare.

Nr. crt	Specia	Intervalul de dezvoltare a masei vegetale în % sau indivizi pe m^2	Intervalul de suportanţă sau toleranţă în mg s.s. %
1	*Matricaria inodora*	5-65%	235-144
2	*Lepidium ruderale*	10-60%	235-144
3	*Iris halophila*	1-120 i/m^2	1930- 97
4	*Achillea setacea*	1-50 %	37-604
5	*Achillea collina*	5-65%	48-432
6	*Rumex crispus*	1-20 i / m^2	1378-720
7	*Melilotus officinalis*	1-45%	695-115
8	*Heleocharis palustris*	1-60%	1100-150

9	*Lotus corniculatus*	1-40%	1240-96
10	*Inula britannica*	1-80%	350-85
11	*Schoenoplectus lacustris*	1-65%	1560-680
12	*Butomus umbellatus*	15-60%	224-180
13	*Atriplex tatarica*	1-15%	100-96
14	*Alopecurus pratensis*	1-25%	582-92
15	*Artemisia austriaca*	1-60%	1680-102
16	*Agropyron repens*	1-65%	1754-790
17	*Bromus arvensis*	1-75%	410-81
18	*Festuca arundinacea*	1-85%	300-185
19	*Bolboschoenus maritimus*	1-755	510-320
20	*Poa bulbosa*	10-80%	1430-130
21	*Agrostis stolonifera*	1-90%	480-292
22	*Bromus commutatus*	1-60%	900-120
23	*Vicia tetrasperma*	1-35%	960-240%
24	*Carex nutans*	1-55%	660-560
25	*Matricaria chamomilla*	10-45%	130-120
26	*Matricaria inodora*	19-60%	545-155
27	*Bromus inermis*	5-80%	180-148
28	*Gypsophila muralis*	7-140%	690-225

Tabelul 3 (după Bucur şi colab., 1957)

b. altele, la care scăderea masei vegetale are loc la concentraţii mici de săruri; acestea sunt suportante, sau tolerante la salinitate. Sunt plante foarte sensibile la săruri şi foarte puţin adaptate la salinitate. În tabelul 4 prezentăm câteva astfel de specii, cu intervalele de toleranţă aferente.

Nr. crt	Specia	Variaţia masei vegetale (în % sau indivizi pe m^2)	Intervalul de suportanţă sau respectiv toleranţă în mg s.s %
1	*Erysimum repandum*	1-35 i/m^2	265-56
2	*Festuca pseudovina*	1-75%	65-45
3	*Agropyron cristatum*	0-40 %	690-90
4	*Plantago cornuti*	1-20%	270-91
5	*Trifolium hybridum*	0-60%	127-82
6	*Daucus carota*	1-90%	55-30
7	*Trigonella coerulea*	5-85%	70-52
8	*Agrostis stolonifera*	5-60%	144-88
9	*Festuca pseudovina*	5-805	77-54

Tabelul 4 (după Bucur şi colab., 1957)

O clasificare ce ține cont de preferințele unor specii pentru anumite elemente chimice predominante din sol este cea a lui Şerbănescu (1965) care, studiind asociațiile de halofite din Câmpia Română, le clasifică în:

1. asociații de sărături clorurice, în care include asociațiile edificate de specii ca: *Bassia hirsuta, Salicornia herbacea, Suaeda maritima, Salsola soda, Halimione pedunculata, H. verrucifera, Aeluropus littoralis, Puccinellia distans, Agropyron elongatum, Taraxacum bessarabicum, Aster tripolium, Cyperus pannonicus, Spergularia marginata, Crypsis aculeata, Petrosimonia triandra, Cerastium anomalum, Juncus gerardii, Beckmaniia erucaeformis, Trifolium angulatum, Iris halophila, Pholiurus pannonicus, Leuzea salina, Atriplex littoralis, Erysimum repandum, Tamarix ramossisima.*

2. asociații de sărături sodice, în care introduce asociațiile edificate de specii precum: *Carex divisa, Camphorosma annua, C. monspeliaca, Plantago maritima, Lepidium crassifolium, Hordeum maritimum.*

3. asociații de sărături sulfatice, edificate de: *Artemisia maritima, Limonium gmelinii.*

Greenway (1973, cf. Adam, 1990), Greenway şi Munns (1980) au sugerat că, pe baza răspunsului de creştere, este posibil să se distingă 4 grupe de plante:

1. non-halofite foarte sensibile la săruri, cu o scădere abruptă a creşterii o dată cu mărirea gradului de salinitate;

2. halofite şi non-halofite cu o scădere în creştere o dată cu mărirea gradului de salinitate şi cu o creştere mică la o concentrație mai mare de 200-300 mol m^{-3} de clor extern.

3. halofite care nu prezintă o stimulare a creşterii, dar au o uşoară scădere a creşterii o dată cu mărirea gradului de salinitate mai mult de 300-500 mol m^{-3} de clor extern, atunci când apare o scădere abruptă a creşterii;

4. halofite care trădează o stimulare a creşterii până la aproximativ 200 mol m^{-3}, urmată de un declin al creşterii la salinități ridicate.

O astfel de clasificare, deşi utilă, este oarecum arbitrară atâta vreme cât există o multitudine de răspunsuri ale plantei. În plus, diferite genotipuri ale aceleiaşi specii pot să manifeste răspunsuri diferite, iar răspunsurile la mărirea salinității pot fi mediate de alți factori, cum ar fi: disponibilitatea azotului (Smart şi Barko, 1980), umiditatea şi intensitatea luminoasă (Longstreth şi Nobel, 1979), temperatura (Kemp şi Cunningham, 1981). Dincolo de toate acestea, se cunoaşte că este practic imposibil să se reunească şi să se simuleze experimental factorii naturali

de mediu; din aceste motive, asemenea categorii de plante nu se regăsesc ca atare în natură, ci anumite comunități de plante pot conține diferite tipuri, precum şi numeroase intermediare ale lor.

Atanasiu (1984) împarte plantele în *halofite*, cele care cresc pe soluri sărate (cu un conținut ridicat de NaCl) şi *glicofite*, adică plante care cresc pe soluri normale.

Mai mult, plantele care absorb mai cu seamă Cl^- prezintă suculența organelor (halosuculența), şi se numesc clorohalofite; altele acumulează mai mult sulf, prezentând în consecință adaptări xeromorfe (haloxeromorfe); acestea se numesc sulfato-halofite (Atanasiu, 1984).

Acatrinei (1991), referindu-se la diferitele adaptări ale plantelor în raport cu salinitatea, clasifică halofitele în:

- halofite obligatorii: *Salicornia herbacea, Salicornia rubra, Suaeda maritima, Halocnemum strobilaceum;* ele sunt halofite tipice, cu limb foliar redus, cu tulpini suculente conținând cantități mari de săruri;
- halofite preferante (facultative): *Puccinellia distans, Atriplex tatarica, Atriplex littorales, Distichlis stricta*.

Neamțu (1995), folosind drept criteriu rezistența la acțiunea NaCl din sol, împarte plantele în:

1. halofite, care cresc pe soluri saline şi alcaline, în mlaştini sărăturoase, deşerturi sărate, pe coastele mărilor şi oceanelor, unde conținutul de săruri este mai mare de 0,1% şi ajungând până la 3 – 4% în cazul solonceacurilor (*Armeria maritima, Plantago maritima, Zannichellia, Avicennia* (în mangrove); în deşerturile sărate se întâlnesc: *Atriplex halimus, Atriplex spongiosa, Suaeda fruticosa;*
2. glicofite, plante sensibile la acțiunea sărurilor, în special la NaCl; iar acestea, după potențialul de toleranță la săruri, pot fi:
   - *sensibile*: tomate, mazăre, fasole, morcov, porumb etc. ;
   - *semirezistente*: grâu, orz, secară, floarea soarelui, soia;
   - *rezistente*: sorg, sfeclă de zahăr, dovleac.

Marschner (2002) clasifică plantele, în funcție de diferențele manifestate în procesul de creştere, ca răspuns la salinitatea mediului în:

1. halofite: care au o creştere optimă la un nivel relativ ridicat de NaCl; lucru explicabil prin faptul că ele pot utiliza măcar parțial elementul Na ca nutrient mineral;
2. specii de cultură (puține la număr), slab stimulate de nivelurile scăzute de salinitate;

3. nonhalofite (glicofite), care manifestă o toleranță relativ redusă la săruri;

4. specii a căror creştere este puternic inhibată, chiar la niveluri reduse de săruri în substrat.

Ştefan (2005) împarte plantele în funcție de gradul de adaptare a plantelor la salinitate, în:

a. halofite obligate ce cresc numai pe terenuri sărăturate: *Salicornia europaea, Suaeda maritima, Aster tripolium, Limonium gmelinii* etc. ;

b. halofite preferante, care-şi au optimul ecologic pe terenuri sărăturate, însă se pot dezvolta şi în afara acestora: *Puccinellia distans, Halimione verrucifera, Spergularia marina, Bassia sedoides* etc. ;

c. halofite facultative (suportante) cu optimul ecologic pe alte categorii de soluri, însă pot trăi şi pe sărături: *Cynodon dactylon, Rumex maritimus, Lepidium ruderale* etc. ;

d. halofite accidentale, care, în cazul în care ajung întâmplător pe o sărătură, sunt totuşi capabile să realizeze tot ciclul biologic: *Poa annua, Iris pseudacorus, Potentilla argentea, Inula britannica* etc.

Pe măsură ce s-a dezvoltat o mai bună înțelegere a toleranței la săruri, s-a încercat treptat să se introducă şi alte criterii de clasificare a halofitelor, precum şi introducerea unor noi concepte tangențiale. Un astfel de concept, pus în relație cu o posibilă clasificare, este cel de *fiziotip.* Prefigurat de cercetările lui Albert (1975), Albert şi Popp (1977, 1978), care au descris grupe de halofite pe baza compoziției chimice a frunzelor, termenul a primit o definiție precisă odată cu interesul lui Gorham, Hughes, Wyn Jones (1980), care au sugerat şi faptul că acest concept implică existența „unui spectru bine definit de trăsături fiziologice asociate unui taxon specific în legătură cu toleranța membrilor acelui taxon față de mediul specific". Storey şi Wyn Jones (1977) şi Gorham, Hughes şi Wyn Jones (1980, 1981) au examinat relațiile dintre distribuția osmoliților organici citoplasmici şi modelele compoziției ionice la diverse specii de sărături maritime şi de coastă. Există diferențe între rezultatele obținute de Albert (1975) şi cele obținute de Storey, Ahmad şi Wyn Jones (1977); primul a calificat specia *Plantago maritima* ca aparținând fiziotipului acumulator de SO_4^{2-}, iar cei din urmă au găsit Cl^- ca anion anorganic major. Astfel de diferențe pot indica, însă, diferențe ecotipice la specii depărtate geografic, sau pot reflecta variații în disponibilitatea

sulfului în substratele habitatelor de unde s-au făcut recoltările. Iată de ce o plantă poate fi o bună specie indicatoare de soluri numai însoțită de o analiză chimică detaliată, care în fond nu spune altceva decât despre compoziția chimică a solului.

Monocotiledonatele corespund, în general, unui fiziotip cu o concentrație ridicată de potasiu, cu un raport K^+ / Na^+ mai mare decât unitatea (Gorham et al., 1980). În plus, acest fiziotip este asociat cu zaharuri solubile (libere) ca osmoliți organici majori (Albert şi Popp, 1978; Gorham et al., 1980). Oricum, nu toate monocotiledonatele se supun acestui model. La *Spartina anglica* şi *Triglochin maritima* raportul K^+ / Na^+ este sub 0,5; *Triglochin maritima* şi *Puccinellia maritima* acumulează prolină, în vreme ce *Spartina* acumulează glicinbetaină (Gorham et al., 1980). Se pare, deci, că natura acestor compuşi („compatible solutes”) intervine în adaptarea osmotică la diferite grupe taxonomice (Marschner, 2002) (tabelul 5)

Compus	Distribuție
D-Sorbitol	Rosaceae, Plantaginaceae
D-Pinitol	Fabaceae, Caryophyllaceae
Glicinbetaină	Chenopodiaceae, Poaceae, Solanaceae
Prolină	Asteraceae, Poaceae
3-dimetilsulfoniopropionat	Asteraceae, Poaceae

Tabelul 5. (după Marschner, 2002)

Dintre toți aceşti compuşi, glicinbetaina a fost cel mai bine studiată în legătură cu adaptarea plantelor la salinitate. D-pinitolul este, probabil, un compus important la *Mesembryanthemum crystallinum*, la care este lcalizat de obicei în citosol sau în cloroplaste (Paul şi Cockburn, 1989) (cf. Merschner, 2002), în vreme ce la *Viscum album* poate contribui, de asemeni, la potențialul osmotic în vacuole (Richter şi Popp, 1992) (cf. Marschner, 2002). Acumularea prolinei este un răspuns binecunoscut la deficitul hidric şi la stresul salin, având un rol protectiv asupra germinării semințelor în medii saline (Bar-Nun şi Poljakoff- Mayber, 1977) (cf. Marscher, 2002).

S-ar putea, în principiu, realiza un „profil” biochimic relativ al răspunsului halofitelor la stresul salin.

Chenopodiaceele, care sunt poate cele mai reprezentative plante halofile, se caracterizează prin acumularea sodiului şi a unor niveluri ridicate de glicinbetaină (Gorham et al., 1980). În anumite specii se acumulează mari cantități de oxalați de calciu în frunze (Osmond, 1963; Karimi şi Ungar, 1986). Această acumulare a oxalaților poate fi rezultatul

necesităţii menţinerii pH-ului celular; reducerea azotului în frunze generează ioni de hidroxil, care sunt îndepărtaţi în procesul de sinteză a oxalaţilor (Raven, 1985). Sunt şi alte betaine care par să fie caracteristice unor anumite familii (Wyn Jones şi Storey, 1981), dar nu sunt asociate în mod necesar cu toleranţa la săruri.

În cazul speciilor de dicotiledonate, concordanţa între fiziotipurile ionice şi taxonomie, pe de o parte, şi între compoziţia ionică şi osmoliţii organici majori, pe de altă parte, pare să fie mai puţin clară (Gorham et al., 1980).

Dacă fiziotipurile sunt limitate la anumite grupe taxonomice, atunci ele pot releva susţinerea unor caractere care au fost fixate şi modelate de evoluţie. Ele atestă deplina concordanţă cu factorii concreţi de mediu şi dependenţa faţă de aceştia, de-a lungul periplului evolutiv. Chiar dacă nu pot fi generalizate, în primul rând din cauza nemărginitei plasticităţi a habitatelor, ele au sens şi valoare de expresie. Astfel, fiziotipurile ar putea fi folosite în indicarea înrudirii taxonilor, dar prevăd o mică valoare în estimarea adaptărilor la mediu.

Mai facem câteva precizări suplimentare la această parte a lucrării. S-a discutat relativ mult despre caracterul „obligatoriu" al halofitelor, adică ce specii sunt obligatorii, când capătă acest caracter şi când sau dacă îl pot pierde. De altfel, care este „graniţa" dintre caracterul obligatoriu şi cel „neobligatoriu" al unei halofite? Chapman (in. Poljakoff-Mayber şi Gale, 1975) oferă o notă de subsol, explicând că halofitele obligatorii sunt acele specii care-şi ating creşterea optimă în condiţiile unei salinităţi ce depăşeşte 0,5 % NaCl. Aceasta pare să fie definiţia „clasică" ce s-a încetăţenit în limbajul curent atunci când vorbim de halofite în general. Discutând însă despre tipurile de halofite, frecvent se înţelege implicit, şi uneori explicit (Waisel, 1972) că anumite specii-cele obligatorii–au nevoie de niveluri ridicate de săruri pentru creştere. Barbour (1970) (cf. Adam, 1990) sugerează că o halofită obligatorie ar fi o specie cu un optim de creştere la o salinitate moderată sau ridicată, şi incapabilă de creştere la o salinitate scăzută (salinitate joasă însemnând în acest caz mai puţin de 2 % sare). Deşi Chapman (1960) şi Waisel (1972) sugerează că anumite specii (îndeosebi chenopodiaceele suculente) sunt halofite obligatorii, Barbour argumentează că nu există nici o dovadă pentru ca vreo specie de sărături maritime sau mangrove să fie conformă cu definiţia sa pentru halofite

obligatorii; într-adevăr, se cunosc situații în care atât specii de sărături maritime sau mangrove pot să crească satisfăcător în condiții normale. Autorul remarcă şi faptul că speciile care reclamă sodiu ca micronutrient, necesită cantități aşa de mici de sodiu, încât cu greu ar putea fi numite halofite „obligate”. Barbour mai subliniază că toleranța la săruri a plantelor este destul de variabilă, iar speciile limitate strict la solurile saline sunt destul de rare. Mai mult, chiar toleranța la săruri adesea pare să reflecte condițiile experimentale la fel de bine ca şi salinitatea autoimpusă. Gale, Naaman şi Poljakoff- Mayber (1970) (cf. Caldwell, in Reimold and Queen, 1974) au demonstrat aceasta, pentru *Atriplex halimus*. În condiții de umiditate scăzută, creşterea şi productția au fost maxime la concentrații joase ale salinității, de aproximativ -5 atm. Oricum, în condiții ambientale de umiditate ridicată, creşterea optimă apare în soluția de control nesalină. Aceasta subliniază, în plus, natura echivocă, alunecoasă a definițiilor ce se pot da halofitelor. Din punct de vedere ecologic, însă, ar fi necesar să se demonstreze că aceste specii îşi pot definitiva ciclul de viață cu succes în condiții nesaline. De fapt, toleranța ecologică la săruri ar trebui definită drept abilitatea plantelor de concura şi de a se reproduce în medii particulare. Din nefericire, aceasta nu s-a realizat decât pentru unele specii, şi ar trebui urmărit comportamentul germinativ al semințelor de halofite în condiții nesaline. Schimper (1903) şi Warming (1909) au depăşit percepția conform căreia halofitele ar implica reclamarea obligatorie a sării. Schimper (1903) a recunoscut că cele mai multe halofite pot să crească destul de bine şi în condiții nesaline. În acest context, pare puțin probabil ca să apară la angiosperme un necesar obligatoriu de niveluri ridicate de săruri, deşi la anumite bacterii extrem halofile s-au atestat concentrații ridicate de săruri, ca o necesitate pentru acestea. Deci, nu ne putem permite puncte de vedere radicale şi extreme în nici o direcție. Salinitatea solului sau a apei este doar un factor din constelația care acționează asupra plantei. În disertația lui A. Gedenberg (C. Linnaeus, Amoenitates academicae, IV, 1574), scrisă sub conducerea lui C. Linné, acesta exemplifică totuşi importanța unui element ambiental în viața plantei. *Nitraria schoberi* (prezentă şi în flora țării noastre, în vulcanii noroioşi – Buzău) a crescut timp de 20 de ani în condițiile mediului din Upsala (Suedia), fără să înflorească, rămânând sterilă, dar a înflorit şi fructificat pentru prima dată când Linné a îngrăşat-o, ca pe o plantă de sărături, cu sare de bucătărie (NaCl).

Nu sunt excluse nici anumite nuanțe referitoare la această terminologie. Astfel, Weissenbock (1969) consideră că noțiunile de

„halofită obligatorie” şi cea de „halofită facultativă” ar trebui reconsiderate, propunându-se folosirea altora, mai precise din punct de vedere fiziologic. Autorul sugerează că termenul de „facultativă” ar trebui aplicat plantelor a căror creştere este afcectată favorabil de NaCl, dar la care Na să poată fi înlocuit de K (de exemplu, *Aster tripolium, Artemisia maritima, Plantago matritima, Suaeda maritima*). Tot în acest sens, halofitele obligatorii ar fi cele care sunt afectate pozitiv de NaCl şi de de Cl (de exemplu, *Salicornia herbacea* şi *Atriplex vesicaria*). Ungar et al.(1969) (cf. Sharma and Gupta, 1986) sugerează că multe halofite sunt capabile să crească perfect normal în medii cu o salinitate redusă, sau chiar nesaline, şi se numesc halofite facultative.

Uneori, însă, cînd se foloseşte termenul de halofită, pur şi simplu i se atribuie, implicit nuanța de halofită „obligatorie”. Astfel, Bucur şi colab. (1957), luând în discuție halofitele, face următoarea remarcă: „[…] spre a le deosebi de acelea care trăiesc numai pe soluri salinizate şi pe care le-am denumit halofite stricte sau halofite obligate, sau **simplu halofite**” (subl. n.). Există, deci, tendința de a reduce termenul de halofită la caracterul de „obligativitate”.

O clasificare sintetică a plantelor de pe habitatele saline este prezentată de Waisel (1972), preluată şi de Sharma şi Gupta (1986), pe care o prezentăm şi noi în tabelul 6. Autorul a încercat să reunească într- o singură schemă relațiile plantă-săruri şi să pună mai mult accent pe mecanismele rezistenței la săruri şi pe raporturile interne cu sarea, mai degrabă decât pe cele externe. Pentru această încercare de clasificare, habitatul salin este definit ca fiind acela în care conținutul minim de NaCl al extractului saturat de sol este de 100 mEq (conductivitate de aproximativ 10 mmhos/cm la 25º C; potențialul osmotic este de -4 bari) la un pH mai mic de 8,5. Această definiție este strâns apropiată de cea oferită de U.S. Salinity Laboratory, Riverside, California (Richards, 1954). Aceasta se pare că este limita de salinitate la care se raportează cel mai bine distribuția şi comportamentul celor mai multe halofite native.

Trebuie să avem, însă, în vedere caracterul relativ al oricărei clasificări; în multe cazuri, plantele pot să dispună de mai multe mecanisme de rezistență la săruri şi astfel să fie dificil de inclus într-o singură clasă de halofite. În plus, o plantă poate fi plasată într-un grup anume pe durata unui anumit stadiu al dezvoltării, şi într-o altă clasă în alt stadiu de dezvoltare.

Trebuie, deci, mare prudență şi flexibilitate, atunci când încercăm să clasificăm halofitele. Fiecare clasificare îşi are, fără îndoială, meritele sale,

dar nu trebuie să scăpăm din vedere şi caracterul limitat, unilateral al unei clasificări. În mare parte, speciile plasate în diferite categorii de autori diferiți se suprapun. Am încercat, în tabelul 7, să redăm, prin câteva exemple, posibile echivalențe între aceleaşi specii, clasificate de diverşi autori. Spuneam, în rândurile de mai sus, că şi alți factori contribuie la caracterizarea unei halofite, în afară de salinitate, de exemplu şi umiditatea (a se vedea în tabel observațiile lui Ciocârlan, care a inventariat halofitele din Delta Dunării). Lista putea fi mai lungă, dar am ales doar câteva specii, cu valoare de exemplu. S-au folosit abrevierile:

as. – asociație
mezohigrohal. – mezohigrohalofită
xeromez. – xeromezofită
hal. fac. – halofită facultativă
higrohal. – higrohalofită
mezohal. – mezohalofită
xeromezohal. – xeromezohalofită

EUHALOFITE					PSEUDOHALOFITE
Halofite care necesită (reclamă) săruri		Halofite rezistente la săruri			Plante care evită sarea[**]
Halofite obligatorii	Halofite preferante	Halofite care suportă sărurile (tolerante la săruri)	Halofite care excud sărurile	Halofite care ocolesc sărurile (se sustrag sării)[*]	
Plante care depind de săruri pentru supraviețuire, de ex., sp. de *Salicornia*, diferite bacterii și alge	Plante a căror creștere și dezvoltare sunt favorizate (stimulate) de prezența sării; de ex., specii de *Arthrocnemum, Nitraria, Salicornia, Suaeda.*	Plante care suportă un conținut ridicat de săruri ; de ex., *Suaeda monoica*	Plante care acumulrază sărurile în peri speciali; de ex., specii de *Atriplex.* Plante care secretă sărurile din tulpinile lor; de ex., specii de *Aeluropus, Limonium, Tamarix.* Plante care retransportă sărurile din tulpini în rădăcini; de ex., specii de *Salicornia*	Plante care ocolesc absorbția sării, de ex. sp. de *Rhizophora* Plante care ocolesc transportul sării în frunze, de ex. sp. de *Prosopis farcta*	Efemere Plante care exploatează o nișă îngustă

Tabelul 6 Clasificarea plantelor din habitatele saline (după Waisel, 1972)

[*] în original (engl.) salt-evading halophytes
[**] în original (engl.) salt- avoiding halophytes

Specia	Prodan,1939	Ţopa, 1954	Bucur şi colab., 1960,1961	Şerbănescu, 1965	Ciocârlan,1994
Juncus gerardi	prima categorie	preferantă	euhalofită	as. clorurică	mezohigrohal.
Petrosimonia triandra	prima categorie	obligatorie	euhalofită	as. clorurică	
Lactuca saligna	a doua categorie	suportantă	euhalofită		xeromez, hal.fac
Aster tripolium	prima categorie	obligatorie	euhalofită	as. clorurică	mezohigrohal-higrohal.
Atriplex littoralis	prima categorie	preferantă	euhalofită	as. clorurică	mezohal.
Spergularia media	prima categorie	obligatorie	euhalofită	as. clorurică	mezohigrohal.
Puccinellia distans	prima categorie		euhalofită	as. sulfatică	mez-mezohigrohal.
Atriplex prostrata	prima categorie	suportantă	euhalofită		mezohal.
Halimione verrucifera	prima categorie	obligatorie	euhalofită	as. clorurică	mezohal.
Salicornia herbacea	prima categorie	obligatorie	euhalofită	as. clorurică	mezohal.
Camphorosma annua	prima categorie	obligatorie	euhalofită	as. sodică	xeromezohal.
Limonium gmelinii	prima categorie	obligatorie	euhalofită	as. sulfatică	xeromez-mezohal.
Taraxacum bessarabicum	prima categorie	obligatorie	euhalofită	as. clorurică	mezohigrohal.
Crypsis aculeata	prima categorie	obligatorie	euhalofită	as. clorurică	mez-mezohigrohal
Beckmannia erucaeformis	a doua categorie	preferantă	euhalofită	as. clorurică	mezohigrohal.
Iris halophila	a doua categorie	obligatorie	euhalofită	as. clorurică	
Lepidium cartilagineum ssp.crassifolia	prima categorie	obligatorie	euhalofită	as. sodică	mezohigrohal.
Salsola soda	prima categorie	obligatorie	euhalofită	as. clorurică	mezohal.
Suaeda maritima	prima categorie	obligatorie	euhalofită	as. clorurică	mezohal

Tabelul 7. Clasificarea unor halofite, după mai mulţi autori

Halofitele şi mediul lor de viaţă. Scurte consideraţii pedologice.

Salinitatea este un fenomen comun şi una din trăsăturile fundamentale din zonele aride şi semiaride. Practic, există o strânsă corelaţie între fenomenele de aridizare şi cele de salinizare. Regimul evaporaţiilor favorizează de fapt, în linii mari, concentrarea sărurilor mobilizate de pânza freatică în stratul superior al solului. Se ştie că salinitatea, factorul de constrângere major al principalelor plante de cultură, limitează foarte mult producţia (Gorham, 1995; Shannon, 1998; Munns, 2002). În plus, Programul de Mediu al Natiunilor Unite estimează că aproximativ 20 % din suprafaţa agricolă şi 50 % din plantele de cultură sunt afectate de stresul salin (Flowers si Yeo, 1995). După alte păreri, aproximativ 23 % din suprafaţa agricolă mondială (de circa 1,5 x 10^{9} ha) este salină şi circa 37 % este sodică (Khan şi Duke, 2001).

Importanţa cunoaşterii mediilor saline, adică a habitatelor în care vegetează plantele de sărătură, este importantă pentru economia acestei lucrări din mai multe puncte de vedere: în primul rând, o implicaţie pur teoretică, dar deosebit de utilă, deoarece literatura de specialitate din străinătate foloseşte multe cuvinte şi expresii care de multe ori sunt dificil de tradus şi echivalat în limba română. Nu mai vorbim de faptul că nu există o sinonimizare absolută în ceea ce priveşte sistemele de clasificare a solurilor de la o ţară la alta, de la o epocă istorică la alta. Mai mult, şi în literatura noastră, mai veche şi mai nouă, se folosesc uneori expresii vagi sau, din contră prea precise, ceea ce nu face tocmai uşoară înţelegerea unui text de specialitate. Se poate remarca, la noi, şi evoluţia istorică a unor termeni de pedologie, consultând lucrări din diverse etape ale dezvoltării botanicii româneşti.

Intenţia noastră nu este să facem un „review" al literaturii pedologice sau să propunem echivalenţe între diferitele sisteme de clasificare, ci să circumscriem doar un cadru teoretic, introductiv, în ceea ce priveşte terminologia care apare frecvent în literatura taxonomică halofitologică din România. Vom face, totuşi, în anumite situaţii, şi corelaţii cu expresii din limba engleză, în special.

Poate că cel mai general termen uzitat în literatura botanică din România, cel mai vag şi mai larg, este cel de „sărătură". Sărăturile sunt soluri mai mult sau mai puţin sărate, pe întreg profilul sau numai pe o parte a acestuia. Aceste soluri sunt dominate de influenţa - defavorabilă sau chiar vătămătoare pentru vegetaţie - a sărurilor solubile conţinute sau a excesului de ioni de sodiu din complexul lor absorbtiv (Chiriţă, 1955). Se face, totuşi

precizarea că acest termen este oarecum impropriu pentru solurile formate prin procese de salinizare, desalinizare şi degradare alcalină, acest termen fiind obişnuit în limbajul popular şi ştiinţific, înlesnind şi o exprimare generică mai scurtă. Sandu (1984) defineşte sărătura ca un sol a cărui fertilitate este puternic afectată de conţinutul mare de săruri solubile de profil, de prezenţa natriului schimbabil în complexul coloidal, prezenţa apelor freatice mineralizate situate la mică adâncime. Termenul este pus în legătură cu proprietăţile agroproductive ale solului, reliefate în principal prin comportarea lui la lucrările agricole, dar şi cu comportarea plantelor agricole, capacitatea lor de producţie. Corespondentul cel mai apropiat în limba engleză pare să fie cel de „salines”, termen la fel de larg şi de generic. Explicăm acum şi un alt fenomen intim legat de discuţia generală. Este vorba de sărăturarea solului, prin care trebuie să înţelegem dezvoltarea sau prezenţa simultană în sol a proceselor de salinizare şi alcalizare. Salinizarea se apreciază ca fiind procesul de creştere a conţinutului de săruri uşor solubile în sol, dincolo de conţinutul normal din solurile obişnuite (adică peste 0,08- 0,1%). Salinizarea se poate produce natural sau antropic. Prin alcalizare (sodizare) se înţelege procesul de creştere a conţinutului de sodiu schimbabil în sol peste conţinutul normal în solurile obişnuite (adică peste 5 %) şi, eventual, de acumulare de carbonat sau dicarbonat de sodiu (Lupaşcu, Parichi, Florea, 1998). Intensitatea sărăturării se evaluează după salinitatea şi alcalinizarea diferitelor orizonturi şi adâncimea de situare a acestora (Lupaşcu, Parichi, Florea, 1998). Mai sunt şi alţi termeni apropiaţi de acesta, care pot să apară în limbajul de specialitate. Astfel, solurile saline şi alcalice sunt acelea care prezintă (în exces faţă de limita de toleranţă la salinitate a plantelor de cultură) fie numai săruri solubile (solurile saline), fie numai natriu schimbabil în complexul adsorbtiv (solurile alcalice), fie atât săruri solubile, cât şi natriu schimbabil (solurile saline-alcalice). Termenul de sol alcalic se referă numai la prezenţa natriului schimbabil în exces, comparativ cu termenul de sol alcalin care corespunde solurilor cu reacţie alcalină, cu pH mai mare de 7,2. În conexiune cu aceste referiri se mai folosesc expresiile: salinizare (acumularea sărurilor solubile pe profilul solului); alcalizare (soloneţizare), ce reprezintă înlocuirea cationilor bivalenţi (Ca^{2+} şi Mg^{2+}) din complexul adsorbtiv al solului cu natriu; solodizarea (înlocuirea natriului schimbabil cu hidrogenul). Sărăturarea cuprinde salinizarea şi/sau alcalizarea, ori şi una şi alta (Sandu 1984). Din câte putem înţelege până aici, termenul de sărătură nu este unul neapărat pedologic. El este mai degrabă unul de geobotanică, de ecologie, folosit de botanişti, care nu sunt pedologi, şi inventat totuşi din necesitatea stringentă de a exprima o realitate

din teren, în relație intimă cu un tip specific de vegetație, cea halofilă. Folosirea acestui termen se bazează mai degrabă pe observații „macroscopice”, „organoleptice” ale botaniştilor, nepedologi. Virarea către sfera pedologiei se face abia în momentul în care apar alți termeni, mai tehnici şi mai precişi; să ne oprim, pe scurt, asupra acestora.

Sistemul Român de Clasificare a Solurilor (SRCS 1980) a folosit şi încetățenit în principal următorii termeni consacrați în lucrările de botanică: solonceac, soloneț, solodiu. Nu extindem aria discuțiilor cu alte comentarii. În treacăt fie spus, există multă literatură de specialitate care dezbate problema clasificării solurilor sărăturate, sunt multe şcoli de pedologie care urmăresc aceste clasificări, bazându-se fie pe criterii genetice, fie pe criterii ameliorative (Chiriță 1955; Florea 1963; Sandu 1984). Ne oprim asupra acestui SRCS (1980) datorită faptului că a oferit literaturii botanice termeni foarte des uzitați, deşi există şi un Sistem Român de Taxonomie a Solurilor (2000), la care vom face câteva referiri ceva mai târziu.

Solonceacurile (denumite şi soluri saline, saline-alcalice, sebkhas, în limba arabă)

Se caracterizează prin acumularea sărurilor solubile în orizontul superior (0-20 cm) peste 1g/100 g sol, cu repartiție relativ uniformă pe profil, fie prin existența unui orizont salic (Sandu 1984). În compoziția chimică a sărurilor predomină clorurile (NaCl, $CaCl_2$), sulfații ($NaSo_4$, $MgSO_4$), carbonații (Na_2CO_3), bicarbonații ($NaHCO_3$), nitrații ($NaHO_3$, KHO_3), borați (Sandu 1984). Conținutul de săruri solubile la suprafața solonceacurilor depăşeşte 1-1,5 g / 100 g sol în funcție de compoziția ionică şi nocivitatea sărurilor solubile acumulate pe profilul lor. Suprafața solonceacurilor are eflorescențe şi sau/cristale de săruri solubile; morfologic, se observă aceasta când cantitatea sărurilor depăşeşte 4-5 g/100 g sol. Florea (1963) le defineşte ca soluri care conțin în orizontul lor superior cantități mari de săruri solubile, în general peste 1-1,5 %. Prin soluri salinizate (tratate de autor împreună cu solonceacurile), el înțelege solurile (de diferite tipuri genetice) care conțin în profilul lor (până la 1-1,5 m) cantități apreciabile (peste 0,1-0,2 %) de săruri solubile.

Există o anumită dispoziție a sărurilor pe structura verticală a solonceacului: în partea sa superioară, clorurile sau alte săruri solubile, apoi carbonatul de calciu, iar în partea inferioară, gipsul.

După originea şi natura procesului de salinizare, solonceacurile se împart în următoarele tipuri:

- maritime (care pot fi litorale şi lagunare);
- aluviale (pe forme de relief tinere şi de aceea pot fi uşor ameliorate);
- continentale (care pot fi freatic- umede sau de fâneaţă, lacustre);
- reziduale;
- semireziduale (fără legătură cu apa freatică).

După compoziţia chimică a sărurilor acumulate, solonceacurile pot fi împărţite în clorurice, sodice, cloruro-sulfatice, sulfato-clorurice, nitratice şi chiar borice.

Din punct de vedere morfologic, solonceacurile se împart astfel: umede (profilul solului saturat permanent cu apă capilară, mineralizată); pufoase (au la suprafaţă un orizont salin, pufos); cu crustă; columnare. Sistemul Român de Clasificare a Solurilor (1980) deosebeşte următoarele subtipuri de solonceacuri (în paranteză sunt date similitudinile): tipic (solonceac rezidual, cu crustă, marin); molic (solonceac humifer); vertic; gleic (solonceac de luncă); alcalizat (solonceac soloneţizat) (Sandu 1984).

Mai putem deosebi solonceacuri primare şi secundare. Cele primare s-au format pe materiale parentale salifere, sub influenţa factorilor naturali (fără intervenţia omului), în locuri depresionare cu drenaj slab, cu ape freatice situate la mică adâncime, în climat arid. Cele secundare s-au format sub influenţa activităţii omului, prin irigaţii neraţionale, lacuri şi baraje de acumulare, prin desecarea insuficientă a unor teritorii cu potenţial mare de sărăturare. Ele se formează datorită infiltrării apei în adâncime şi mobilizării intensive a sărurilor pe spaţii întinse şi grosimi mari (Sandu 1984).

Sărurile întâlnite în aceste soluri pot avea origini diferite. Ele pot proveni din roca sedimentară pe care s-a format solul, fiind acumulate aici într-o perioadă (geologică) anterioară, pe fundul mărilor sau lacurilor; acest tip de salinizare se numeşte reziduală. În alte cazuri, sărurile din sol provin din atmosferă (praful sau ploile căzute pe sol); această origine – impulverizaţia sărurilor (în engleză „salt spray") are importanţă numai în jurul mărilor, oceanelor sau al lacurilor sărate. Cea mai importantă sursă de săruri este reprezentată de apele freatice mineralizate, dacă sunt situate în apropiere de suprafaţa solului şi iau parte la umezirea acestuia; în apele freatice, sărurile provin fie din sărurile eliberate la alterarea rocilor primare, fie din sărurile existente în depozitele sedimentare prin care se scurg aceste ape. Aceste ultime două moduri de acumulare a sărurilor în solul anterior nesalinizat poartă numele de salinizare actuală. La toate acestea se poate adăuga încă o cale prin care pot ajunge săruri în sol: apa de irigaţii, în cazul

teritoriilor irigate (Florea 1963). Sărurile care ajung în sol, indiferent pe ce cale, sunt supuse unei deplasări pe verticală, în funcție de regimul hidric al solului. În principal, dacă regimul hidric este exudativ (adică este caracteristic sectoarelor cu apă freatică la mică adâncime, în condiții climatice relativ aride), are loc o intensă acumulare a sărurilor în sol. Apa freatică urcă pe cale capilară până la suprafața solului şi în perioadele uscate se evaporă, depunând sărurile aduse cu ea; de asemenea, plantele extrag apă din sol şi favorizează acumularea sărurilor în orizontul superior. În perioadele umede iau naştere şi curenți de apă descendenți, ce pot transporta o parte din săruri în adâncime; în perioada uscată, însă, noi cantități de săruri sunt aduse la suprafață, astfel că rezultatul final este acumularea progresivă de săruri în orizontul superior şi diferențierea sărurilor acumulate în diverse orizonturi. Condițiile care favorizează această acumulare a sărurilor şi, implicit, formarea solonceacurilor sunt reprezentate de regiuni fără drenaj sau cu un drenaj slab, cum ar fi marile depresiuni, terasele joase ale râurilor, deltele, litoralul jos al mărilor sau lacurilor. Trebuie spus că o dată cu salinizarea solurilor are loc şi mineralizarea apelor freatice (acumularea sărurilor în apele freatice), procese care se desfăşoară simultan. Se înțelege, din cele expuse până acum, că de o importanță deosebită este adâncimea la care se află stratul acvifer. Oscilațiile de nivel ale apei freatice, unite cu acelea ale curenților descendenți şi ale curenților ascendenți ai apei în sol, în perioadele umede-răcoroase şi în cele secetoase-călduroase, cauzează o dinamică importantă a sărurilor solubile pe profil, variația conținutului de apă şi, astfel, a presiunii osmotice a soluției şi a consistenței solului. Aceste variații dictează pe unele sărături dezvoltarea a două tipuri de vegetație: una higrofilă şi slab halofilă de primăvară şi alta halofilă sau haloxerofilă de vară (Chiriță 1955). Solonceacurile au, deci, mari cantități de săruri solubile şi prezintă astfel o vegetație halofilă tipică, adaptată acestor condiții de mediu; printre cele mai tipice plante, enumerăm: *Salicornia europaea, Suaeda maritima, Halocnemum strobilaceum, Salsola soda, Puccinellia distans.* Toamna, această vegetație devine oarecum roşiatică, iar uneori pot să apară petice mici lipsite de orice vegetație („chelituri”), zone în care practic concentrația de săruri este prea ridicată pentru a mai permite existența unor plante pe suprafața lor.

Soloneţurile (solurile alcalice)

Sunt soluri cu un conținut relativ ridicat de Na^+ schimbabil în complexul coloidal al orizontului iluvial (peste 20 % Na schimbabil din

capacitatea de schimb cationic) (Florea, 1963). Solurile soloneţizate sunt considerate acelea (aparţinând unor tipuri genetice diferite) care conţin sodiu schimbabil între 5 şi 20 % din capacitatea de schimb cationic. Geneza soloneţurilor nu este foarte clar stabilită şi este un subiect oarecum controversat: soloneţurile s-au format fie prin desalinizarea solonceacurilor, fie prin salinizare şi desalinizare alternativă, însoţite de alcalizare (îmbogăţirea complexului coloidal cu natriu adsorbit), la care se adaugă uneori şi formarea de carbonat de sodiu (în urma reacţiilor dintre ionii de sodiu şi carbonaţii şi bicarbonaţii de calciu) (Sandu, 1984). În urma desalinizării solonceacurilor se produce spălarea sărurilor solubile, micşorarea conţinutului de electroliţi în soluţia solului, alcalinizarea mediului, formarea sodei, adsorbţia sodiului schimbabil în complexul coloidal, dispersia particulelor fine şi distrugerea aluminosilicaţilor primari şi secundari, antrenarea lor în adâncime. Unii pedologi atribuie formarea soloneţurilor şi influenţei cationului de magneziu, care după capacitatea de coagulare este mai apropiat de cationii monovalenţi. Formarea soloneţurilor se produce în principal în regimul freatic-umed din stepă, în condiţiile legăturii profilului de sol cu franja capilară-peliculară, care reprezintă principala sursă saliferă. Pe profilul soloneţurilor are loc îmbogăţirea cu elemente uşor mobile pe seama silicei, aluminiului, magneziului şi în special a calciului şi sodiului. Solurile alcalice conţin o proporţie mare de sodiu schimbabil în complexul coloidal, ori săruri care hidrolizează alcalin (Na_2CO_3, $NaHCO_3$); ele corespund soloneţurilor şi au o reacţie puternic alcalină (pH ›8,3) faţă de cele nesaline, alcalice.

Clasificarea soloneţurilor se face după următoarele criterii: regim hidric, gradul de alcalizare şi salinizare, după grosimea diferitelor orizonturi. După regimul hidric, soloneţurile pot fi automorfe (de stepă), semihidromorfe, hidromorfe. După gradul, intensitatea şi adâncimea la care apare salinizarea, soloneţurile se împart în: slab, moderat, puternic salinizate şi soloneţuri-solonceacuri. După gradul de alcalizare a solului, pot fi moderat şi puternic alcalizate. SRCS (1980) deosebeşte pentru soloneţuri următoarele subtipuri şi similitudini: tipic (soloneţ), luvic, albic, glosic (soloneţuri parţial solodizate), cambic (soloneţ rezidual, aluvial), molic salinizat (soloneţ-solonceac, soloneţ-solonceacoid), gleic.

Soloneţurile sunt populate de o serie de halofite, cum ar fi: *Artemisia maritima, Limonium gmelini, Camphorosma annua, C. monspeliaca*.

Solodiile (planosolurile alcalizate)

Deşi apar mai rar ca terminologie în literatura de specialitate, vom face doar câteva precizări şi la aceste tipuri de sol. Ele reprezintă solurile corespunzătoare fazei celei mai înaintate de desalinizare a solurilor salinizate, în care sodiul schimbabil din complexul coloidal a fost înlocuit cu hidrogenul schimbabil.

Solurile salinizate

Reprezintă un subtip de sol care poate aparține la diferite subtipuri, caracterizate prin prezența unui orizont salinizat (sc).

Solurile alcalizate (soloneţizate)

Constituie un subtip de sol care aparține la diferite subtipuri, caracterizate prin prezența unui orizont alcalizat (ac).

Solurile sărăturate

Reprezintă un subtip care aparține la diferite tipuri, fiind în acelaşi timp fie salinizat şi /sau alcalizat, sau şi una şi alta; deci, profilul solului este afectat într-un grad mai mare sau mai mic de săruri solubile, de sodiu schimbabil în complexul adsorbtiv, precum şi de creşterea presiunii osmotice a soluției solului. Deşi este o expresie pedologică, putem constata că nu este o noțiune foarte precisă. Suntem de părere că aceasta ar putea constitui definiția cea mai apropiată de termenul generic de „sărătură”, cu care am început discuțiile la acest capitol.

O clasificare mai veche a sărăturilor, dar care credem că poate oferi informații suplimentare, unele chiar cu vagi referiri ecologice, este cea a lui Chiriță (1955):

- sărături şi soluri salinizate prin inundații;
- sărături şi soluri salinizate de pantă, datorită rocii mame salifere, aflată la mică adâncime şi întâlnită în mod obişnuit acolo unde scurgerea de suprafață este accentuată de eroziunea înaintată;
- sărături şi soluri salinizate de pantă din preajma izvoarelor de apă sărată sau sălcie, unde prin evaporarea apei are loc o creştere a concentrației în săruri, urmată de depunerea şi acumularea acestora în solul umezit;

- sărături şi sedimente salinizate prin evaporarea apei sărate sau sălcii pe marginile sau pe tot fundul lacurilor, bălților şi altor locuri cu apă stătătoare, secate parțial sau integral;
- sărături şi soluri sau sedimente salinizate de văi şi lunci joase, formate prin aluvionare cu material adus din regiuni cu roci salifere, prin coluvionare cu material salifer de pe pante sau prin depuneri de scurgeri noroioase de pe pante;
- sărături, soluri şi roci salinizate de ponoare, numite şi complexe salinizate „ de glimee”, formate pe pantele cu fenomene de alunecare însoțite de ieşirea la zi a unor orizonturi acvifere, care înmlăştinează şi salinizează în mod foarte variat panta frământată de alunecări;
- sărături de văi, lunci şi poale de pantă, datorită umezirii acestora prin apele râurilor şi pâraielor, precum şi concentrării în săruri a apei pătrunse şi supuse apoi evaporării;
- soluri salinizate prin „impulverizație”, adică prin depunerea de pulberi de săruri solubile aduse de vânturi din luncile şi lacurile secate cu sărături; termenul de „impulverizație” corespunde de fapt englezescului „salt spray”. Facem această precizare deoarece literatura anglo-americană uzitează des acest termen, greu de tradus ad-literam în româneşte atunci când se fac referiri la sărăturile marine, de coastă mai ales.
- sărături marine, formate în văi, depresiuni şi funduri de lacuri uscate din lungul litoralului Mării Negre;
- sărături şi soluri salinizate prin irigații defectuoase (irigarea cu apă sărată sau sălcie ori ridicarea nivelului hidrostatic al apei freatice, ca o consecință hidrogeologică a irigației).
Aceasta ni se pare o clasificare utilă; deşi mai veche, ea nu este foarte precisă şi tehnică, şi asta poate fi în ajutorul botaniştilor, oferind totodată şi informații legate de intervenția posibilă a unor factori de mediu locali (umiditate, relief etc.).

Importantă este şi compoziția chimică a sărăturilor. După natura sărurilor predominante se disting:
- sărături cu cloruri (clorurice);
- sărături cu sulfați şi cloruri (sulfato-clorurice sau cloruro-sulfatice, după proporțiile celor două feluri de săruri);
- sărături cu carbonat de sodiu şi sulfați (sodo-sulfatice);
- sărături cu carbonat de sodiu sau sodice (cu sodă);
- sărături cu carbonat de calciu şi carbonat de sodiu;
- soluri de luncă calcaroase (pe marne de luncă) sau calcaro-gipsoase, formate sub acțiunea apelor încărcate cu $CaCo_3$, cu sau fără $CaSo_4$.

După Sistemul Român de Clasificare a Solurilor (SRCS 1980), a fost publicat **Sistemul Român de Taxonomie a Solurilor** (SRTS) (Florea şi Munteanu, 2000), o formă îmbunătățită a SRCS-ului, care realizează o încadrare mai bună a solurilor în sistem, o aplicare mai consecventă a criteriilor diagnostice (caracterul unitar devenind astfel mai clar), o creştere a gradului de aplicabilitate practică şi o uniformizare a terminologiei solurilor. În acest ultim sistem de taxonomie a solurilor, solonceacurile şi soloneţurile sunt încadrate în clasa salsodisolurilor, având un orizont salic (sa) sau un orizont natric (na) în partea superioară a solului (în primii 50 cm) sau orizont Btna. Din punct de vedere morfogenetic, sunt soluri cu orizont superior A (ocric sau molic) sau A şi Bv, la care se asociază un orizont salic (sa) sau natric (na) în primii 50 cm; sau soluri cu orizont A sau un orizont A şi E urmat de un orizont argic-natric (Btna) indiferent de adâncime.

Solonceacurile (având simbolul SC) sunt caracterizate ca fiind soluri cu un orizont A ocric sau A molic (Ao, Am) şi un orizont intermediar, la care se asociază orizont salic (sa) în primii 50 cm. Pot avea orizont calcic, cambic, vertic, natric, hiponatric şi proprietăți gleice în primii 100 cm. Se pot deosebi următoarele subdiviziuni principale: tipic, calcaric, molic, sodic, vertic, gleic, psamic, pelic.

Soloneţurile (având simbolul SN) sunt soluri care au orizont ocric sau molic (Ao, Am) urmat direct sau după un orizont eluvial E (El, Ea), de un orizont argic-natric (Btna), indiferent de adâncime; sau soluri având orizont A ocric sau molic (Ao, Am), urmat de un orizont intermediar natric (na) de la suprafață, sau în primii 50 cm ai solului. Pot avea orizont calcic, orizont salic sub 50 cm adâncime şi proprietăți gleice în primii 100 cm. Se pot deosebi următoarele subdiviziuni principale: tipic, calcaric, molic, luvic, albic, salinic, stagnic, gleic, solodic, entic. În acelaşi Sistem (SRTS) sunt prezentate tabele cu gradele de salinizare a solului, definițiile diferitelor subdiviziuni specifice (calificative) ale tipurilor genetice de sol utilizate la stabilirea subtipului de sol, asupra cărora nu mai insistăm deloc, deoarece ar depăşi cadrul şi intenția lucrării de față.

Ne propunem acum, să atingem pe scurt, problema terminologiei de limbă engleză. O expresie des folosită în limbajul străin este cea de „ salt affected soils”, care, ad-literam, ar însemna „soluri afectate de de săruri”, însă expresia ca atare lasă să se înțeleagă, implicit, că este vorba de un conținut ridicat de săruri, fapt sugerat poate şi de cuvântul „ affected”. Acestea sunt, într-adevăr, definite ca fiind acele soluri care conțin cantități excesive de săruri solubile şi/sau de sodiu schimbabil (Poljakoff-Mayber, Gale, 1975). Terminologia americană s-a folosit de clasificarea statuată de

U.S. Salinity Laboratory Staff (1954), care a împărțit solurile afectate de salinitate în următoarele tipuri:

- **Soluri saline („saline soils")** sunt acelea care conțin săruri solubile în cantități suficiente pentru a interfera cu creşterea celor mai multe plante de cultură, dar nu conțin suficient sodiu pentru a altera considerabil caracteristicile solului (Poljakoff-Mayber, Gale, 1975). Aceste soluri, conform Laboratorului sus amintit, au o conductivitate electrică a extractului saturat de sol mai mare de 4 milihoms/cm (echivalent cu aproximativ 40 meq/l) şi un procentaj de sodiu schimbabil (ESP) mai mic de 15%;
- **Soluri alcalice non-saline (soluri sodice) („non-saline alkali soils; sodic solis"):** reprezintă solurile care conțin sodiu schimbabil într-o cantitate suficientă pentru a interfera cu creşterea majorității plantelor de cultură şi care nu conțin cantități apreciabile de săruri solubile. Mai tehnic spus, un sol sodic este acela al cărui ESP este mai mare de 15% şi care are o conductivitate a extractului saturat de sol mai mică de 4 milihoms/cm.
- **Soluri saline-alkalice („saline alkali solis")**. Sunt cele a căror conductivitate a extractului saturat de sol este mai mare de 4 milihoms/cm şi al căror ESP este mai mare de 15%. Ph-ul acestor soluri este de obicei mai mic de 8,5.

Am preferat aceste repere pedologice, şi, datorită faptului că literatura anglo-americană a folosit aceste expresii în limbajul curent. În treacăt fie spus, ca şi la noi, şi în alte şcoli „naționale" de pedologie există multe discuții, controverse şi puncte de vedere diferite asupra unor termeni, clasificări, etc. dar acestea ne depăşesc atât ca preocupări, cât şi ca sferă de interes pentru lucrarea de față.

Mai amintim doar a noua ediție americană din „Keys to Soil Taxonomy" (2003), care include categoriile de soluri la care ne referim în clasa „salidelor" (Salids). Acestea fac parte din marea grupă a Aridisolurilor (Aridisols) şi sunt definite ca „ alte aridisoluri care au un orizont salic, cu o limită superioară de aproximativ 100 cm din profilul solului". Salidele au următoarele subdiviziuni:

- „acvisalide" (**aquisalids**; oferim şi nativul american, pentru o mai bună înțelegere a noțiunilor), care sunt soluri saturate cu apă într-unul sau în mai multe straturi, în limitele a 100 cm din suprafața minerală a solului, pe durata unei luni, sau mai mult, dintr-un an;
- alte salide - „haplosalide" (**haplosalids**);

La rândul lor, acvisalidele pot fi:

- „acvisalide gipsice" (Gypsic Aquisalids), care au un orizont gipsic sau petrogipsic, cu o limită

superioară de aproximativ 100 cm din suprafața solului;

- „acvisalide calcice” (Calcic Aquisalids), cuprinzând pe cele care au un orizont calcic sau petrocalcic, cu o limită superioară de aproximativ 100 cm din suprafața solului;
- alte acvisalide (acvisalide tipice).

La rândul lor, haplosalidele pot fi:

- „haplosalide durice” (Duric Haplosalids) cele care au un orizont „ duripan” (orig.), cu limita superioară de aproximativ 100 cm din suprafața solului (orizontul duripan ar fi cel mai apropiat de orizontul duric., n.n .);
- „haplosalide petrogipsice” (Petrogypsic Haplosalids), care au un orizont petrogipsic, cu o limită superioară de aproximativ 100 cm din profilul solului;
- „haplosalide gipsice” (Gypsic Haplosalids), care au un orizont gipsic, cu o limită superioară de circa 100 cm la suprafața solului;
- „haplosalide calcice” (Calcic Haplosalids), care au un orizont calcic cu o limită superioară de circa 100 cm la suprafața solului;
- „haplosalide tipice” (Typic Haplosalids), incluzând alte haplosalide.

Nu este întâmplător faptul că aceste tipuri de soluri sunt incluse într-o categorie mai mare, care, prin denumire, atestă legătura cu procesele de aridizare (Aridisoluri). În acord cu alți autori, precizam încă de la început că există o strânsă legătură între fenomenele de aridizare şi cele de salinizare. O dovadă în plus este că în „Lecture notes on the major solis of the world” (Driessen, Deckers, Spaargaren, 2001), editată sub egida Organizației pentru Hrană şi Agricultură a Națiunilor Unite, solonceacurile, soloneţurile, solurile gipsice, durisolurile şi calcisolurile sunt legate de regiuni aride şi semiaride, fiind incluse în „grupa” „solurilor minerale, condiționate de climatul arid şi semiarid.” Asupra altor detalii nu ne mai oprim însă.

Cât priveşte suprafața totală a sărăturilor din România, este mai greu să se ofere o cifră cât de cât exactă. După aprecierile lui Florea (1972) (cf. Sandu, 1984), suprafețele ocupate de solurile saline, alcalice şi afectate de sărăturare în țara noastră ocupau circa 509.000 ha, distribuite neuniform pe

teritoriul țării: cele mai întinse suprafețe în Câmpia Română (cam 200.000 ha) şi în Câmpia de Vest (cca 165.000 ha), apoi în Dobrogea (cca 96.000 ha), mai ales în Deltă şi Moldova (aproximativ 35.000 ha); suprafețe mai restrânse apar şi în Transilvania (6.500 ha) şi în regiunea Subcarpaților (5.500 ha). Florea (1972) (cf. Sandu, 1984) a delimitat şase provincii de salinizare pe teritoriul României. Acestea sunt caracterizate prin predominarea unui anumit tip şi unei anumite intensități de salinizare a solurilor, de mineralizare a apelor freatice şi printr-o anumită direcție de dezvoltare a proceselor de acumulare a sărurilor. Aceste provincii sunt: predominant clorurică, predominant cloruro-sulfatică, predominant sulfato-clorurică, predominant sulfato-sodică şi sodo-sulfatică şi predominant sodică.

Spuneam, însă, că nu există o cifră unitară în ceea ce priveşte suprafața acestor sărături. Iată, de pildă, că românul Oprea (1965), citat de Poljakoff-Mayber şi Gale (1975) (sic!), aprecia cam la 300.000 ha, cu tendința de reducere a suprafețelor. Putem avea astfel o scurtă radiografie a „evoluției istorice" a acestor terenuri sărăturate, cu o apreciere mai generoasă făcută de Florea în 1972. E ştiut faptul că, fără ameliorare, tendința sărăturilor este să se extindă. În plus, trebuie luată în calcul şi salinizarea secundară (antropogenă) a solurilor, care poate surveni ca rezultat al unor lucrări agricole incorecte, al unui regim de irigații defectuos.

În contextul anilor 2000, este cu atât mai greu să se ofere cifre estimative asupra acestor soluri, atât de problematice, prin faptul că sunt inutilizabile din punct de vedere agricol. Spunem asta, gândindu-ne la următoarele considerente: înainte de 1989 s-au făcut eforturi relativ mari în încercarea de a se ameliora aceste sărături, în vederea redării lor circuitului agricol al țării, a cărei politică punea un accent considerabil pe agricultură, care căuta să „câştige" permanent noi suprafețe exploatabile; pe de altă parte însă, să nu uităm şi faptul că exista un sistem de irigații, relativ bine extins în multe regiuni ale țării. Nu putem şti dacă, pe lângă avantajele reale pentru producția agricolă, nu cumva acestea ar fi putut, prin folosirea nerațională, şi eventual şi cu o apă mineralizată, să contribuie la salinizarea secundară a solurilor. Este un scenariu simplist care încearcă totuşi să aducă în lumină şi partea nevăzută a icebergului, adică elemente utile, în anumite condiții, dar care, în situații speciale, ar putea să aibă şi efecte negative, mai greu de decelat. Nu mai spunem aici decât că, după 1989, nu s-a reuşit menținerea acestui sistem de irigații, dar nici nu s-au mai făcut eforturi pentru amendarea sărăturilor, aşa încât este foarte greu, din acest punct de vedere, să se facă „previziuni" despre trecut şi viitor. Dacă ar fi să facem un

scenariu speculativ şi futurologic, am fi tentaţi să credem că suprafaţa acestor terenuri este actualmente mai ridicată, ceea ce corespunde de fapt şi cu aprecierile mondiale în acest sens. Sau am putea să reflectăm la următoarea apreciere: „În mod cert, multe dintre modificările climatice previzibile vor afecta productivitatea agricolă: seceta va reduce recoltele, numărul infecţiilor va creşte, regiunile arabile de pe coaste vor fi inundate, **pământul va fi mai salin** (subl.n.), deşertificarea şi proporţia terenurilor acide vor creşte, va creşte şi eroziunea solului, iar cantităţi mari de radiaţii ultraviolete, ca şi poluanţii, vor interfera fotosinteza. Prăbuşirea rezervelor alimentare va produce foamete, malnutriţie, îndeosebi în regiunile sărace – datorită efectului ultravioletelor asupra fitoplanctonului şi încălzirii apei oceanelor, producţia alimentară a oceanelor se va reduce”(Alexander Leaf, 1989, cf. Maximilian, 1993).

Interfaţa sol – plante. Acţiuni şi interacţiuni

Salinitatea este un concept generic, folosit în vorbirea curentă pentru a desemna principalul factor de constrângere sau, uneori, de stimulare asupra plantelor; ea este factorul ecologic determinant ce permite legarea, aproape involuntară, a halofitelor de mediul lor de viaţă. Dincolo de toate acestea, însă, se ascund realităţi foarte complexe, unele chiar nedeplin înţelese, în special la nivel ionic, molecular. Întreg ansamblul sol – plantă este o succesiune de evenimente biologice care nu pot fi tratate decât pe componentele implicate în acest proces de „comunicare”.

În linii mari, plantele care cresc pe substrate saline, sunt susceptibile de a fi supuse următoarelor trei mari constrângeri:

1. un deficit hidric (un stres de deshidratare), care rezultă dintr-un potenţial hidric scăzut (mai negativ) al mediului rizosferic;
2. o toxicitate ionică, determinată în special de absorbţia ionilor de Cl şi Na;
3. un dezechilibru „nutriţional”, indus de scăderea în absorbţie şi/sau transport, ca şi de distribuţia internă defectuoasă a elementelor minerale, în special a calciului (Marschner, 2002).

După cum anticipam, adesea este foarte dificil să se deceleze contribuţia fiecărui factor în parte ca element de constrângere în inhibarea creşterii plantelor de pildă, pe substrate înalt salinizate. Acţiunea acestor factori trebuie privită conjugat.

Abordând aceste aspecte din perspectiva conceptului de stres, putem face unele precizări. Se ştie că ionii de Na şi Cl sunt priviți ca fiind din punct de vedere biologic, osmoliți agresivi, pe baza diametrelor lor ionice mici şi a tendințelor lor puternice de a atrage apa (capacitate de hdratare mare) (Schulze, Beck, Müller-Hohenstein, 2005). Concentrațiile ridicate ale acestor ioni în apoplast conduc la dezechilibre în relațiile hidrice şi ionice. Din aceste motive, stresul cauzat de salinitate este totodată un stres de deshidratre şi un stres ionic. Cel ionic conduce la distrugerea biomembranelor, deoarece dezechilibrul ionic rezultă nu numai din modificarea concentrațiilor, ci şi din modificări ale potențialului membranar. Salinitatea ridicată cauzează, deci, şi un deficit hidric intern, iar plantele care sunt afectate de un stres salin pot să dezvolte uneori structuri xeromorfice. Pe aceste considerente de bază, Schimper (1903) şi-a fundamentat celebra teorie a „secetei fiziologice" . Într-adevăr, el a sesizat apariția unor caracteristici comune, atât la plantele deşertice, cât şi la halofite, cum ar fi: suculență, reducerea suprafeței foliare, pâslă de peri. A opinat că reducerea absorbției apei conduce, de fapt, la aceste modificări în anatomia plantelor. Dincolo de multe controverse şi discuții, este clar că există multe puncte în comun în ceea ce priveşte răspunsul plantelor la stresul salin şi la cel hidric (Munns, 2002). Salinitatea reduce abilitatea plantelor de a absorbi apa, şi asta conduce la o reducere în rata de creştere, în paralel cu multe modificări metabolice identice cu cele cauzate de deficitul hidric. Mai mult decât atât, răspunsurile plantei față de stresul salin şi cel hidric sunt, în principiu, identice; răspunsurile hormonale sunt similare. Astfel, se produce un dezechilibru hidric în condiții de salinitate crescută, ca să nu mai vorbim de efectul toxic al ionilor în concentrații ridicate (Bernstein, Hayward, 1958). În paralel, se consideră că, de fapt, concentrații echivalente ale diferitelor săruri ar avea, în principiu, acelaşi efect asupra creşterii plantelor. Această ipoteză a rezistat mult timp, deşi s-a demonstrat relativ de timpuriu că apa de mare diluată (în fond, un amestec de săruri solubile) este mai puțin vătămătoare pentru creşterea plantelor decât concentrațiile echivalente ale sărurilor luate fiecare în parte (Osterhaut, 1906, cf. Poljakoff-Mayber şi Gale, 1975). La concluzia că amestecurile de săruri sunt de fapt mai puțin toxice au ajuns şi Lagerwerff şi Eagle (1961). Fără îndoială, această teorie a „secetei fiziologice" implică multe discuții şi controverse. În primul rând, s-a observat adesea că potențialul osmotic al sevei, considerată la nivelul frunzelor plantelor crescute în condiții saline, se modifică în sensul menținerii unui gradient constant al potențialului hidric între frunze şi sol (Eaton, 1927, 1942; Black,

1960; Slatyer, 1961, cit. de Poljakoff- Mayber şi Gale, 1975). Cu toate acestea, această observație nu contrazicea în toate situațiile această „ teorie”, de vreme ce un asemenea reglaj nu a fost evidențiat în rădăcini. Mai târziu, însă, după ce a început să prindă contur conceptul de „free space”, s-a putut demonstra reglarea potențialului osmotic şi în rădăcini (Bernstein, 1963). S-a conchis atunci că dezechilibrul hidric nu poate fi implicat în răspunsul față de salinitate, însă „leziunile” (pipernicirea plantelor, producții scăzute, arderea sau cloroza frunzelor) se datorează mai degrabă naturii reglării potențialului osmotic. Această reglare este un proces foarte complex şi reprezintă un mecanism principal în existența plantelor, puse față în față cu salinitatea crescută. Despre asta vom vorbi mai pe larg în altă parte a lucrării.

Spuneam că a doua mare „constrângere” a plantelor care cresc pe soluri saline este reprezentată de toxicitatea ionilor, în special a celor de Na şi Cl. Ionii pot cauza toxicitate pe diferite căi, aşa cum a arătat Bowen (1966) (cf. Waisel, 1972):

- acționând ca antimetaboliți;
- legând sau precipitând diferiți metaboliți;
- catalizând descompunerea rapidă a elementelor esențiale;
- prin combinarea cu membranele celulare şi afectându-le astfel permeabilitatea;
- înlocuind elementele esențiale, fără a putea însă să le suplinească şi funcțiile;

Cu toate acestea, clasificarea sodiului sau a clorului în conformitate cu o asemenea schemă este dificil de realizat şi, de regulă, aceşti ioni nu pot fi clasificați ca substanțe toxice la halofite. Oricum, cert este că ionii de clor şi de sodiu sunt dominanți în substratele saline. În ciuda faptului că ionul de clor este esențial ca microelement pentru toate plantele superioare, şi că sodiul este un element mineral pentru multe halofite şi pentru unele specii C_4, concentrațiile acestor ioni în substratele saline depăşesc cu mult cerințele pentru ei şi conduc la toxicitate la plantele sensibile la săruri (Marschner, 2002).

Bibliografie

1. ACATRINEI GH., 1991 – *Reglarea proceselor ecofizologice la plante*. Ed. Junimea, Iaşi : 209-218
2. ADAM P., 1990 – Saltmarsh ecology. Cambridge University Press, Cambridge, New York, Port Chester, Melbourne, Sydney
3. ALBERT R., 1975 – Salt regulation in halophytes. Oecologia (Berlin), 21: 57-71
4. ALBERT R., POPP M., 1977 – Chemical composition of halophytes from the Neusiedler lake region in Austria. Oecologia (Berlin), 27: 157-170
5. ATANASIU L., 1984 – *Ecofiziologia plantelor*. Ed. Şt. şi Enciclop., Bucureşti : 204-216
6. BERNSTEIN L., HAYWARD H.E., 1958 – Physiology of salt tolerance. Ann. Rev. Plant. Physiol., 9**:** 25- 46
7. BERNSTEIN L., 1963 - Osmotic adjustment of plants to saline media. II. Dynamic Phase. Am. J. Bot., 50: 360-370
8. BUCUR N., DOBRESCU C., TURCU GH., LIXANDRU GH., TEŞU C., DUMBRAVĂ I., AFUSOAIE, 1957 – Contribuții la studiul halofiliei plantelor din păşuni şi fânețe de sărătură din Depresiunea Jijia-Bahlui (partea a I-a). Stud. şi Cerc. (Biol. şi Şt. Agric.), Acad.R.P.R.,filiala Iaşi, an. VIII, fasc. 2 : 277-317
9. CHAPMAN V.J., 1960 – Salt marshes and salt deserts of the world. Plant Science Monographs. Interscience Publishers, Inc., New York
10. CHAPMAN V.J., 1942 – The new perspective in the halophytes. Quart. Rev. Biol. 17, 291-311
11. CHERMEZON H., 1910 – Recherches anatomiques sur les plantes littorales. Ann. Sci. Nat., sér.6, Bot., 20 : 117-129, 270-274, 299-307
12. CHIRIȚĂ C., 1955 – *Pedologie generală*. Ed. Agro-Silvică de Stat, Bucureşti : 590-628
13. CORRELL D.S., and JOHNSTON M.C., 1970 – Manual of the vascular plants of Texas. Texas Research Foundation, Renner, Tex.
14. DANSEREAU P., 1957 – Biogeography, an ecological perspective. Ronald Press, New York
15. DRIESSEN P., DECKERS J., SPAARGAREN O., 2001 – Lecture notes on the major soils of the world. Food and Agriculture Organization of the United Nations

16. DUNCAN W.H., 1974 – Vascular halophytes of the Atlantic and Gulf coasts of North America north of Mexico, 23- 49. In. *Ecology of halophytes,* ed. Reimold R.J., Queen W.H., Academic Press, Inc., New York and London
17. FLOREA N., 1963 – *Curs de geografia solurilor cu noțiuni de pedologie*. Ed. Did. şi Ped., Bucureşti : 251-263
18. FLOREA N., MUNTEANU I., 2000 – Sistemul Român de Taxonomie a Solurilor. Ed. Univ. "Al.I. Cuza" Iaşi
19. FLOWERS T. J., TROKE P.F., YEO A.R., 1977 – The mechanism of salt tolerance in halophytes. Ann. Rev. Plant. Physiol., 28: 89-121
20. FLOWERS T.J., HAJIBAGHERI M.A., CLIPSON N.J.W., 1986 – Halophytes. Quarterly Rev. Biol., 61: 313-337
21. FLOWERS T.J., YEO A.R., 1995 – Breeding for salinity resistance in crop plants: where next? Aust. J. Plant Physiol., 22: 875-884
22. FREY R.W., BASAN P.B., 1985 – Coastal salt marshes. In *Coastal Sedimentary Environments,* (2nd ed.), ed. R. A. Davis. New York, Springer- Verlag
23. FERNALD M. L., 1950 – Gray's manual of botany (8 th ed.) American Book Company, New York
24. GORHAM J., HUGHES LL., WYN JONES R.G., 1980 – Chemical composition of salt-marsh plants from Ynys Môn (Anglesey): the concept of physiotypes. Plant. Cell and Environment, 3: 309-318
25. GORHAM J., HUGHES LL., WYN JONES R.G., 1981 – Low-molecular - weight varbohydrates in some salt-stressed plants. Physiol. Plant, 53: 27-33
26. GORHAM J., 1995 – Mechanism of salt tolerance of halophytes. In: CHOUKR-ALLAH, R., MALCOLM, C.V., HAMDY, A. (eds.): Halophytes and biosaline agriculture, Marcel Dekker, New York, 207-223
27. GREENWAY H., MUNNS R., 1980 – Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. Ann. Rev. Plant. Physiol., 31, 149-190
28. GRIGORE M.-N., 2008 – *Halofitotaxonomia. Lista plantelor de sărătură din România.* Ed. PIM, Iaşi
29. GUŞULEAC M., 1933 – Urme de vegetație halofilă în Bucovina. Bul. Fac. Şt. Cernăuți, 7, 1-2 : 329-339

30. HARMER P. M., BENNE E. J., LAUGHLIN W. M., and KEY C., 1953 – Factors affecting crop response to sodium applied as common salt on Michigan muck soil. Soil. Sci., 76: 1-17
31. HENKEL P.A., and SHAKHOV A. A., 1945 – The ecological significance of the water regime of certain halophytes. J. Bot. USSR, 30: 154-166
32. IVERSEN J., 1936 - Biologische Pflanzentypen als Hilfsmittel in der Vegetationsforschung. Dissertation. Medd. fra Skalling Laboratoriet, Copenhagen
33. JENNINGS D.H., 1976 – The effect of sodium chloride on higher plants. Biol. Rev., 51: 453-486
34. KARIMI S.H., UNGAR I.A., 1986 – Oxalate and inorganic ion concentrations in *Atriplex triangularis* Willd. organs in response to salinity, light level, and aeration. Bot. Gazz., 147: 65-70
35. KEMP P. R., CUNNINGHAM G.L., 1981 – Light, temperature and salinity effects of growth, leaf anatomy and photosynthesis of *Distichlis spicata* (L.) Greene. Am. J. Bot, 68: 507-516
36. KHAN M. A., DUKE N.C., 2001 – Halophytes – a resource for the future. Wet. Ecol. Management, 6**:** 455-456
37. LAGERWERFF J.V., EAGLE H. E., 1961 – Osmotic and specific effects of excess salts on beans. Plant. Physiol., 36: 472-477
38. LAWRENCE G.H.M., 1951 – Taxonomy of vascular plants. MacMilian Co., New York
39. LONGSTRETH D.J., NOBEL P. S., 1979 – Salinity effects on leaf anatomy: consequences for photosynyhesis. Plant Physiol., 63: 700-703
40. LUPAŞCU GH., PARICHI M., FLOREA N., 1998 – Ştiința şi ecologia solului. Ed. Univ. „Al. I Cuza" Iaşi
41. MARSCHNER H., 2002 – *Mineral nutrition of higher plants*, fifth printing, Academic Press, London
42. MAXIMILIAN C., 1994 - *Fascinația imposibilului. Bioetica*, Ed. Tineretului, Bucureşti
43. MAXIMOV N.A., 1951 – *Fiziologia plantelor* (traducere de I. Bărbat). Ed. de Stat pentru literatură ştiințifică : 403-406
44. MILICĂ C., 1982 – *Fiziologie vegetală*. Ed. Did. Şi Ped., Bucureşti: 351-356
45. MUNNS R., 2002 – Comparative physiology of salt and water stress. Plant, Cell and Environ., 25: 239-250

46. NEAMȚU G., CÂMPEANU GH., SOCACIU C., 1995 – *Biochimie vegetală*. Ed. Did. şi Ped., Bucureşti
47. OOSTING H.J., 1956 – The study of plant communities. W.H. Freeman and Co., San Francisco
48. OSMOND C. B., 1963 - Oxalates and ionic equilibrium in Australian saltbushes (Atriplex). Nature (London), 198: 503-504
49. POLJAKOFF- MAYBER A., GALE J., 1975 – Plants in saline environments. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York
50. PRODAN I., 1922 – Oecologia plantelor halofile din România, comparate cu cele din Ungaria şi Şesul Tisei din regatul SHS. Bul. Inf. Grăd. Bot. şi Muz. Bot. din Cluj, II, 3: 37-52, 69.84, 101-112
51. PRODAN I., 1939 – *Flora pentru detrminarea şi descrierea plantelor ce cresc în România*, II, (ediția a II-a). Ed. Cartea Românească, Cluj-Napoca : 253-305
52. RAVEN J.A., 1985 – Regulation of pH generation of osmolarity in vascular plants: a cost-benefit analysis in relation to efficiency of use of energy, nitrogen and water. New Phytol., 101: 25-77
53. RICHARDS L. A., 1954 – Diagnosis and improvement of saline and alkali soils. U.S. Dept. Agr. Handb. n 60
54. SANDU GH., 1984 – *Solurile saline şi alcalice din R.S.R. Ameliorarea lor.* Ed. Ceres, Bucureşti
55. SCHIMPER A. F. W., 1903 – Plant Geography upon a Physiological Basis. Clarendon Press, Oxford
56. SCHULZE E.-D., BECK E., MÜLLER-HOHENSTEIN K., 2005 – *Plant Ecology.* Springer Berlin- Heidelberg
57. SHANNON M.C., 1998 – Adaptation of plants to salinity. Adv. Agron., 60 : 75-119
58. SHARMA S.K., GUPTA I.C., 1986 – Saline environment and plant growth. Agro Botanical Publishers (India)
59. SMART R.M., BARKO J. W., 1980 – Nitrogen nutrition and salinity tolerance of *Distichlis spicata* and *Spartina alterniflora*. Ecology, 61, 630-638
60. STEINER M., 1935 – Zur Őekologie der Salzmarschen der nordöstlichen Vereinigten Staaten von Nordamerika. Jahrb. f. wiss. Bot., 81, 94-202
61. STOCKER O., 1928 – Das Halophytenproblem. Ergeb. Biol., 3, 265-353

62. STOREY R., WYN JONES R.G., 1977 – Quaternary ammonium compounds in plants in relation to salt resistance. Phytochemistry, 16: 447-453
63. STOREY R., AHMAD N., WYN LONES R.G., 1977 – Taxonomic and ecological aspects of the distribution of glycinebetaine and related compounds in plants. Oecologia (Berlin), 27: 319-332
64. ŞTEFAN N., 2005 – *Fitocenologia şi vegetaţia României*. Ed. Univ. „Al.I.Cuza", Iaşi
65. ȚOPA E., 1954 – Vegetația terenurilor sărate din R.P.R., Natura, VI, 1: 57-76
66. Van EIJK M., 1939 – Analyse der Wirkung des NaCl auf die Entwicklung Sukkulenze und Transpiration bei *Salicornia herbacea*, sowie Untersuchungen über den Einfluss der Salzaufnahme auf die Wurzelatmung bei *Aster tripolium.* Rec. Trav. Bot. Neerl., 36: 559-657
67. VILBOUCHEVITCH J., 1892 – L'étude géo-botanique des terrains salants. Bull. Sci. Soc. Bot. de France, 14: 28-36
68. WAISEL Y., 1972 – *Biology of halophytes*. Academic Press, New York, London
69. WALSH G. E., 1974 – Mangroves: a review. In *Ecology of halophytes*, ed. by Reimold R.J., Queen W.M., Academic Press, New York, London.
70. WARMING E., 1909 – *Ecology of Plants. An Introduction to the Study of Plant Communities.* (English edition prepared by P. Groom, I.B. Balfour). Clarendon Press, Oxford
71. WEISSENBOCK G., 1969 – Einfluss des Bodensalzgehaltes auf Morphologie und Ionenspeicherung von Halophyten. Flora (Jena), 158: 369-389
72. WYN JONES R.G., STOREY R., 1978 - Salt stress and comparative physiology in the Gramineae. IV. Comparison of salt stress in *Spartina x townsendii* and three barley cultivars. Austral. J. Plant. Physiol, 5: 839-850
73. *** 2003 - Keys to soil taxonomy. (9th edition). United States Department of Agriculture. Natural Resources Conservation Service

Suculența

Se ştie, de multă vreme, că suculența este considerată una din trăsăturile principale implicate în toleranța la săruri. Se pare că este prima mare adaptare a halofitelor, luată în discuție încă destul de timpuriu. Legătura logică dintre conținutul de NaCl din mediu şi gradul de suculență a fost sesizată de Batalin (1886) (cf. Chapman, 1942), Lesage (1890), Holtermann (1907) (cf. Chapman, 1942), Chermezon (1910), Keller (1925), Schratz (1934).

Suculența se referă, de fapt, la mărirea conținutului de apă în corpul plantelor şi caracterizează mai degrabă halofitele dicotiledonate, precum şi multe glicofite expuse condițiilor de salinitate (Poljakoff- Mayber, 1975). A fost definită ca raport conținut total de apă/suprafață superficială (Chapman, 1942), ca o mărire a conținutului de apă/unitate de suprafață a frunzei (Jennings, 1976; Longstreth şi Nobel, 1979) sau ca o mărire a procentajului de apă din frunze (Handley şi Jennings, 1977).

Alături de alte trăsături adaptative, cum ar fi reducerea suprafeței foliare, frunze groase, o mare plasticitate a pereților celulari, număr mic de stomate pe unitatea de suprafață, suculența constituie una din trăsăturile definitorii ale halofitelor (Schimper, 1903; Stocker, 1933; Poljakoff-Mayber, 1975; Toma şi Ivănescu, 2008).

De altfel, prezența suculenței, reducerea suprafeței foliare, perii protectori, atât la plantele din deşert, cât şi la halofite, l-au determinat pe Schimper să-şi fundamenteze teoria „secetei fiziologice”. Într-adevăr, începând chiar cu sfârşitul secolului al XIX-lea, s-a observat că, în condiții saline, creşterea plantelor era redusă. Aceasta a fost pusă pe seama lipsei de apă din corpul plantei, chiar dacă planta creştea pe soluri umede, însă saline, sau în soluții de culturi îmbogățite cu săruri. Potențialul osmotic scăzut al soluției solului, rezultat din concentrația ridicată a sărurilor solubile, împiedica astfel absorbția apei de către plante. În acest fel, dereglarea bilanțului hidric la halofite era privită ca fiind principalul factor în ceea ce priveşte efectul nociv al sărurilor asupra plantelor; mai mult, se presupunea şi implicarea unui efect toxic al acestora. Paralel cu această ipoteză, se presupunea că soluții ale diferitelor săruri, cu aceleaşi concentrații, ar avea, în principiu, acelaşi efect asupra creşterii plantelor.

Această ipoteză a persistat mult timp, deşi încă din 1906 Osterhaut a arătat că apa de mare diluată era mult mai puțin nocivă pentru creşterea plantelor decât concentrațiile echivalente ale fiecărei săruri luate în parte. La asemenea concluzii, referitoare la toxicitatea mai mică a sărurilor mixte,

aveau să ajungă mai târziu şi Lagerwerff şi Eagle (1961). Trebuie spus că adesea s-a observat faptul că potențialul osmotic al sevei frunzelor care cresc în medii saline se modifică în sensul menținerii unui gradient constant al potențialului hidric între frunză şi sol, ceea ce părea să contrazică, cel puțin în parte, ipoteza secetei fiziologice. Cu toate acestea, însă, un asemenea mecanism reglator nu fusese pus în evidență la nivelul rădăcinilor. Ceva mai târziu, după ce începuse să fie luat în considerare conceptul de „free space", Bernstein (1961; 1963) a demonstrat reglarea potențialului osmotic şi la rădăcini. În aceste circumstanțe, s-a ajuns la concluzia că dezechilibrul hidric nu poate fi implicat în răspunsul plantei la salinitate, ci că efectele nocive ale sărurilor se datorează mai degrabă naturii reglării osmotice. Această concluzie putea fi corelată şi cu observația că plantele cultivate pe substrate saline sunt adesea mai suculente şi nu neapărat mai puțin turgescente decât plantele martor. În consecință, reglarea potențialului osmotic poate fi realizată prin absorbția sărurilor, care pot fi sau nu toxice, prin eliberarea ionilor de K în celule, sau prin hidroliza polizaharidelor în molecule mici.

Suculența are un efect de diluție asupra sărurilor acumulate în corpul plantelor, asupra ionilor toxici din celule, permițând astfel plantei să facă față unor mari cantități de săruri (Waisel, 1972). Dar, trebuie spus, suculența se poate dovedi şi un dezavantaj pentru plantă, deoarece în acelaşi timp se poate reduce şi concentrația ionilor de calciu şi potasiu în țesuturile afectate de săruri, ceea ce poate spori efectul de toxicitate al altor ioni în celule. Se cunoaşte faptul că ionii de Na şi Cl sunt considerați osmoliți agresivi pentru celulele plantelor, din cauza diametrului lor ionic mic şi a capacității lor ridicate de hidratare (Schulze, Beck, Muller-Hohenstein, 2005), iar rezistența la săruri este, cel puțin parțial, dependentă de capacitatea plantei de a mobiliza energie pentru eliminarea sodiului din celule şi pentru acumularea de potasiu (Norkrans şi Kylin, 1969) (cf. Waisel, 1972). Putem astfel, să înțelegem mai bine ambele fațete ale suculenței.

Cu toate acestea, rămâne totuşi un semn de întrebare dacă suculența este un răspuns direct al NaCl sau este un răspuns secundar, determinat de o schimbare în echilibrul ionilor sau al acizilor organici. Se pare că suculența este este un fenomen comun la glicofite, xerofite şi halofite, ceea ce poate sugera că mărirea suculenței produsă de o intensitate luminoasă puternică, ariditate şi ioni de sodiu, are la bază, în linii mari, acelaşi mecanism. Jennings (1968) este de părere că suculența este cauzată de o modificare în metabolismul ATP, indusă de transportul ionilor de sodiu. Nu putem şti cu

certitudine dacă ATP- ul are rol efectiv în mărirea suculenței, dar acesta poate fi implicat în sinteza de material celular nou, sau în mărirea extensibilității celulare. Un asemenea rol ar explica, probabil, şi rolul fosfatului în inducerea suculenței în țesuturile plantei. Conform aceluiaşi autor, capacitatea sodiului de a mări suculența are o dublă semnificație: pe de o parte, creşterea suculenței are un efect de diluție asupra conținutului ionic al celulelor, care poate sau nu să atingă un nivel toxic; pe de altă parte, sodiul poate stimula creşterea, ceea ce tinde să reducă presiunea de turgescență a potențialului osmotic al celulei. Valoarea acestui răspuns de creştere ar fi să mărească potențialul hidric al celulelor foliare, fără ca planta să fie nevoită să absoarbă mai mulți ioni. Astfel, acțiunea sodiului poate fi privită ca un răspuns homeostatic al plantei față de ionii toxici, astfel încât acest efect tinde să fie anulat. Rămâne, însă, deschisă întrebarea referitoare la localizarea exactă a sodiului în celulele plantelor. Autorul sus - citat tinde să creadă că sodiul se localizează în vacuole din două considerente: în primul rând, vacuolele turgescente ale halofitelor par să atragă sărurile datorită capacității lor de a le dilua; în al doilea rând, pe baza unor considerații legate de metabolismul ATP, s-a presupus că cea mai mare parte a sodiului acumulat în celulele halofitelor este pompat în interiorul vacuolei. Acest fapt s-ar datora unei pompe metabolice, localizate la nivelul tonoplastului. O astfel de pompă ar servi şi ca mecanism pentru a diminua efectele conținutului ridicat de săruri intracitoplasmatice. Toate aceste elemnte l-au determinat pe Jennings (1968) să presupună că un conținut ridicat de sodiu trebuie să fie localizat în citolpasma halofitelor suculente.

Arnold (1955) (cf. Wasiel, 1972) a sugerat că suculența depinde mai degrabă de raportul dintre ionii absorbiți şi cei liberi din celulele plantei, decât de cantitățile absolute de sodiu, clor sau sulf prezente. Suculența pare să fie indusă abia după ce acumularea ionilor liberi într-un organ creşte peste un nivel critic. Manifestarea suculenței este, deci, o consecință a unei căi metabolice şi poate fi indusă, de asemeni, de unii factori, cum ar fi: radiații, lipsa azotului şi intensitatea luminoasă puternică. Uneori, o mărire a concentrației ionilor anorganici în frunzele mature este corelată, de asemeni, cu o suculență ridicată (Repp, 1939; Biebl şi Kinzel, 1965) (cf. Waisel, 1972).

Este clar, însă, că suculența este o strategie majoră a halofitelor, în „negocierea" lor continuă cu salinitatea crescută a solului. Halofitele acumulează mari cantități de săruri în țesuturile lor, manifestând suculența într-un grad ridicat. Deloc întâmplător, halofitele care secretă sărurile (crinohalofite), deci care dispun de o altă strategie majoră, mențin un

conținut scăzut de săruri în țesuturile lor şi, în general, nu prezintă suculență.

Suculența a fost privită în egală măsura ca un efect al **acțiunii formative a sărurilor.** Salinitatea şi, mai ales, tipul ei, adică sărurile care o compun, induce şi modelează intensitatea suculenței.

Lucrările axate pe această problemă au pus în discuție posibilitatea măririi suculenței foliare ca urmare a acțiunii a trei factori:

1. pulverizarea de aerosoli salini;
2. creşterea concentrației de săruri la nivelul rădăcinilor;
3. expunerea plantelor la soluții saline diferite în mediile de cultură, în timpul creşterii.

Se ştie că principalul beneficiu al unei suculențe ridicate pentru halofite este faptul că se produce, prin conținutul ridicat de apă ce decurge din acest fenomen, un efect de diluție asupra ionilor din celulele plantelor.

În principiu, halofitele manifestă o preferință mai mare pentru absorbția sodiului decât pentru cea a potasiului, însă afinitatea halofitelor, în special a celor suculente pentru clor este mai ridicată decât pentru oricare alt anion. S-a demonstrat că până şi în solurile bogate în sulf din deşertul Namibiei (Walter, 1937) suculentele acumulează mai mult clor decât sulf.

De-a lungul timpului, plantele au fost expuse unor tipuri diferite de salinitate, pentru a se putea observa efectele produse de aceasta asupra structurii plantelor. Strogonov (1962) îl citează pe Batalin (1875) ca fiind primul cercetător care a evidențiat inducerea suculenței la *Salicornia herbacea* cultivată în medii salinizate cu NaCl. Fenomenul nu apărea dacă plantele erau cultivate în medii nesalinizate, sau în substrate adiționate doar cu $MgSO_4$, ci a fost specific numai pentru NaCl. Suculența s-a datorat dezvoltării celulelor mari în parenchimul asimilator şi prezenței unui țesut palisadic pluristratificat, absent de altfel în frunzele plantelor cultivate pe substrat nesalin.

Van Eijk (1939) a demonstrat, experimental, că NaCl joacă rolul major în formarea suculenței la *Salicornia europaea.* Acesta a lucrat cu săruri de NaCl, $CaCl_2$, $MgCl_2$, $NaNO_3$ şi $NaSO_4$, sau cu amestecuri de săruri, şi a observat efectul acestora asupra suculenței. NaCl a fost sarea care a jucat rolul cel mai important în inducerea suculenței. Această observație fusese anticipată de Stocker (1928)(cf. Chapman, 1942), care era de părere că dezvoltarea suculenței s-ar datora mai degrabă acțiunii ionilor specifici, decât modificării presiunii osmotice. Se pare că mai degrabă clorul decât sodiul joacă un rol considerabil în acest mecanism, concluzie la care au ajuns şi Keller (1925), Walter şi Steiner (1936), Williams (1960).

Bickenbach (1932) a evidențiat creşterea grosimii țesutului palisadic la *Aster tripolium*, dar a evidențiat, în plus, şi creşterea grosimii scoarței parenchimatice. Nici un rezultat nu trebuie însă generalizat. Uneori pot fi rezultate contradictorii chiar şi pentru aceeaşi specie. De exemplu, Shennan şi Macrobbie (1987), investigând pe *Aster tripolium*, nu au evidențiat nici o mărire a suculenței la salinități ridicate, afirmând că, de fapt, raportul greutate proaspătă/greutate uscată a frunzelor a scăzut chiar. Asemenea rezultate diferite credem că trebuie puse pe seama factorilor naturali diferiți în care vegetează speciile, a metodelor de lucru folosite şi, nu în ultimul rând, a înțelegerii diferite a unui concept, aşa cum este chiar şi cel de suculență. Este drept că înțelegerea celuiaşi fenomen în moduri diferite poate crea confuzie şi, implicit, o interpretare diferită a rezultatelor. Această relativă confuzie este incriminată şi de autorii sus-amintiți. Aceştia îl citează pe Jennings (1976), care definea suculența în felul următor: " prin suculență se înțelege, în general, că frunzele plantelor tratate sunt mai groase decât cele ale plantelor – martor; se obişnuieşte să se accepte o creştere, față de martor, a conținutului de apă/unitate uscată." Autorul sugerează, deci, folosirea fie a conținutului de apă, fie a greutății proaspete/unitate de suprafață ca o unitate de măsura a suculenței. Conform definiției lui Jennings (1976), ar însemna ca o scădere în greutatea uscată să se traducă printr-o mărire a suculenței, când de fapt autorii nu au observat nici o modificare în grosimea frunzei sau a conținutului de apă pe unitate de suprafață. Orice creştere în grosime a frunzei ar trebui să se datoreze mai curând măririi conținutului de material structural uscat, cum ar fi pereți celulari mai groşi, decât măririi conținutului de apă, de vreme ce la salinități ridicate raportul greutate proaspătă/greutate uscată a frunzei descreşte, în vreme ce greutatea uscată a frunzei pe unitate de suprafață creşte, iar greutatea proaspătă pe unitate de suprafață rămâne constantă.

Rezultate pentru o altă specie din familia *Asteraceae* (*Jaumea carnosa*), au arătat, de asemeni, că în condiții de salinitate crescută nu se înregistrează o creştere a suculenței (St. Omer şi Schlesinger, 1980), suculența fiind definită în acest caz ca procentaj de apă conținută, precum şi ca alungire a celulelor palisadice din mezofil. Nu s-a înregistrat o corespondență între mărirea suculenței foliare şi mărirea salinității cu NaCl în zona rădăcinii. Nici administrarea de săruri pulverizate nu a produs o creştere semnificativă a suculenței. Aceasta s-a mărit atunci când plantele au fost mutate din soluțiile cu NaCl în soluția nutritivă inițială, nesalinizată.

Srogonov (1962) a experimentat şi el pe *Salicornia,* ajungând la concluzia că, în absența NaCl, tulpinile erau mai subțiri, cu scoarța şi

măduva mai puţin dezvoltate, la fel ca şi ţesuturile conducătoare; în prezenţa sării, dezvoltarea era normală, cu toate ţesuturile bine dezvoltate, tulpinile fiind mai groase, suculente. Strogonov şi-a condus experimentele folosind amestecuri de NaCl – Na_2SO_4 în mediile de cultură, preferând acest amestec deoarece îl considera mai aproape de condiţiile naturale. Alături de *Salicornia*, a mai testat răspunsul plantelor de bumbac, tomate, floarea soarelui, orz şi fasole. A ajuns la concluzia că prezenţa NaCl în substrat produce suculenţă la tomate, bumbac şi *Salicornia.* Excesul de Na_2SO_4 cauzează haloxeromorfism la bumbac şi doar o slabă suculenţă la *Salicornia.* Efecte xerice marcate s-au înregistrat la plantele de *Salicornia* cultivate în soluţii nonsaline. La orz, ionii de clor au indus caractere xeromorfice.

Hayward şi Long (1941) au studiat efectul salinităţii asupra plantelor de tomate. În condiţii normale, limbul foliar conţine o palisadă unistratificată şi 4-5 straturi de ţesut lacunos. Autorii au supus aceste plante la trei tipuri de salinitate: mărirea proporţională a tuturor constituenţilor din mediul nutritiv de bază; adăugarea de NaCl la mediul de bază; salinizare cu Na_2SO_4. S-a observat că, o dată cu mărirea concentraţiilor echivalente în mediul nutritiv iniţial, grosimea limbului a scăzut, în vreme ce sub acţiunea NaCl şi a Na_2SO_4 frunzele au devenit mai groase, în măsură mai mult sau mai puţin egală.

Dacă stresul salin era indus de mediul de bază, grosimea ţesutului lacunos a scăzut, o dată cu creşterea salinităţii, în vreme ce grosimea ţesutului palisadic a scăzut vizibil o dată cu mărirea salinităţii (de la – 0,5 atm la – 1,5 atm.), apoi a rămas constantă (la concentraţii mai ridicate de -6 atm). Sub acţiunea NaCl şi a Na_2SO_4, grosimea ambelor ţesuturi a crescut, o dată cu creşterea salinităţii, însă Na_2SO_4 a influenţat mai mult ţesutul lacunos, iar NaCl, mai mult ţesutul palisadic.

Cu toate acestea, trebuie spus că, în conformitate cu aceste rezultate, creşterea grosimii frunzelor cauzată de concentraţiile ridicate ale NaCl şi Na_2SO_4 nu a depăşit înregistrată înregistrată la nivelul plantelor martor.

Toate aceste rezultate şi observaţii trebuie privite însă, cu multă prudenţă, deoarece există în mod cert o mare variabilitate în răspunsul plantelor la diferite tipuri de salinităţi, după cum nici complexitatea acestui răspuns, nici dependenţa de factorii de mediu nu ar trebui neglijate. În plus, condiţiile experimentale de laborator nu pot simula niciodată total pe cele naturale; în natură, salinitatea nu este, practic, niciodată la un nivel constant, ci tinde să crească între irigaţii, de exemplu, sau în perioade de secetă; din

contră, în perioadele ploioase, sau în cele cu irigații, salinitatea poate să scadă considerabil.

Ca o dovadă a acestei complexități a răspunsului la salinitate, menționăm faptul că Strogonov (1962) a adus date care au demonstrat dublarea grosimii frunzei, inclusivna țesutului palisadic, datorită salinității clorurate. De multe ori, salinitatea afectează în mod diferit țesuturile din organele plantelor. De exemplu, Boyce (1951) este de părere că suculența la *Iva imbricata* rezultă în principal din creşterea diametrului celulelor neasimilatoare ale mezofilului.

Este foarte dificil de spus dacă există răspunsuri speciale la salinitate ale halofitelor sau glicofitelor, proprii unei categorii sau alteia. Pokrovskaya (1954, 1957) (cf. Waisel, 1972) a ajuns la concluzia că, la *Statice gmelini* şi *Atriplex tatarica,* diviziunea celulelor este inhibată de salinitate, dar creşterea celulelor este stimulată, implicit suculența frunzelor. La glicofite expuse salinității în mediul de creştere, atât diviziunea, cât şi creşterea celulară au fost inhibate; s-a putut, astfel, oferi o explicație pentru dezvoltarea suculenței la aceste plante. Alte explicații au fost oferite de Stocker (1928), care era de părere că sărurile de clor cauzează umflarea protoplasmei la halofite, contribuind astfel la suculența acestora. Tullin (1954) a sugerat că în primul rând clorul afectează pereții celulari, provocând distrugerea legăturilor din cadrul anumitor complexe, permițând astfel extensibilitatea pereților şi astfel se ajunge la mărirea diametrului celulelor.

Meiri şi Poljakoff–Mayber (1967) au demonstrat, la frunzele plantelor de fasole expuse salinității, că atât creşterea în suprafață (care depinde, într-o oarecare măsură de diviziunea celulară), cât şi creşterea în grosime au fost afectate. Creşterea în suprafață a frunzelor tinere a scăzut rapid, cu mai mult de 50 % după expunerea la salinitate, continuând să descrească în timp. Creşterea zilnică în grosime era oprită imediat după expunerea la salinitate, dar revenirea la valoarea inițială avea loc după 24 de ore, menținându-se o valoare mai ridicată pe parcursul experimentului, decât la frunzele plantelor martor. Creşterea totală în grosime a fost de aproximativ 25 %. Din această grosime, aproximativ două treimi s-au datorat creşterii în mărime a celulelor din țesutul lacunos, şi o treime a fost pusă pe seama măririi celulelor palisadice. Şi mărimea celulelor epidermice s-a modificat vizibil. Numărul celulelor pe unitate de suprafață a fost mai ridicat în ambele epiderme la frunzele plantelor expuse la salinitate. Asta poate sugera faptul că mărirea celulelor epidermice a fost afectată mai mult de salinitate decât de diviziunea lor.

O altă întrebare care merită atenție este dacă plantele monocotiledonate şi dicotiledonate răspund diferit la acțiunea sărurilor. De exemplu, Udovenko et al. (1970) (cf. Poljakoff-Mayber, 1975) nu au înregistrat nici o mărire a suculenței ca răspuns la salinitate, lucrând cu frunze de grâu, folosind o varietate relativ tolerantă la săruri – Federation, întărind practic rezultatele lui Strogonov (1962) pentru orz. Mai mult decât atât, în unele cazuri a observat chiar o scădere în grosimea frunzei.

Putem, deci, să considerăm suculența ca un răspuns al plantei față de conținutul ridicat de săruri, în special de NaCl. Se ştie, că de regulă, creşterea halofitelor este stimulată de adăugarea de săruri anorganice în mediul de cultură. De pildă, *Atriplex spongiosa* şi *Suaeda monoica* au răspuns unor salinități coborâte (Storey şi Wyn Lones, 1979); ultima specie şi-a mărit conținutul de substanță proaspătă cu 300 %, la o expunere a salinității de 500 mol m^{-3} NaCl, deşi se pare că acest nivel de salinitate depăşeşte cu mult limita optimă pentru stimularea creşterii, stabilită ca fiind de aproximativ 150 mol m^{-3} NaCl (Waisel, 1972; Flowers, Trobe, Yeo, 1977). Această mărire considerabilă a greutății proaspete s-a datorat în principal creşterii conținutului de apă la nivelul țesuturilor, cu modificarea raportului greutate proaspătă/greutate uscată. După cum spuneam, acest raport este considerat un bun indicator al suculenței țesuturilor. În cazul acestor două specii s-a stabilit, deci, o corelație între creşterea maximă şi o suculență ridicată, aceasta din urmă fiind un bun indicator al creşterii maxime a celulelor, datorită lărgirii vacuolelor.

Daca ar fi să caracterizăm succint plantele suculente, atunci ar trebui să amintim că frunzele groase, se datoresc măririi diametrului celulelor mezofilului (cu cloroplaste mai puține decât la frunzele plantelor nesuculente), spații intercelulare mici. După cum am amintit anterior, nu toate celulele mezofilului răspund la fel sub acțiunea sărurilor. Din cele două pături de țesuturi asimilatoare (clorenchim extern şi intern) de la *Suaeda monoica*, doar cel intern se dezvoltă, în urma tratamentului salin, cel subepidermic (extern) rămâne la aproximativ aceeaşi grosime (Waisel, 1972) (Fig. 1). De regulă, mărirea suculenței este însoțită de o micşorare a suprafeței frunzei, pe unitate de volum.

Stomatele frunzelor suculente se află adesea sub nivelul epidermei, iar numărul lor este scăzut de obicei. Redăm, în tabelul 8, datele prezentate de Repp (1939) la unele specii de halofite din regiunea Neusiedler (Austria) şi de Shmueli (1948), la unele specii de pe litoralul Mării Moarte, Israel, citate de Waisel (1972).

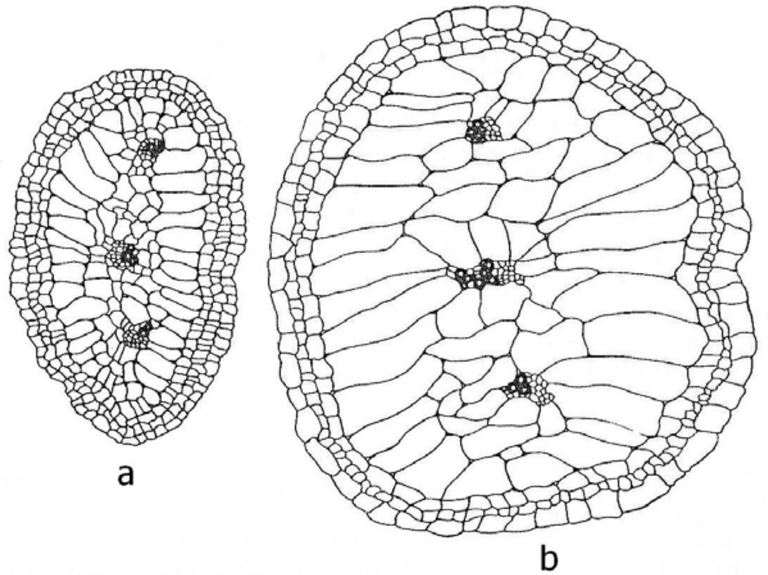


Fig. 1. Secțiune transversală prin limbul de *Suaeda monoica*: indivizi cultivați în condiții nesaline (a) şi saline (b) (după Waisel, 1972)

Specia	Numărul de stomate/mm^2		
	Epiderma superioară	Epiderma inferioară	media
Plantago maritima	117	212	
Lepidium crassifolium	150	165	
Camphorosma ovata	120	120	
Triglochin maritima	77	103	
Aster pannonicus	47	67	
Suaeda maritima	38	50	
Alhagi maurorum	107	136	
Prosopis farcta	58	70	
Nitraria retusa	-	-	64
Arthrocnemum glaucum	-	-	57
Suaeda monoica	-	-	48-75
Suaeda fruticosa	-	-	11-23

Tabelul nr. 8. Numărul stomatelor la frunzele câtorva specii de halofite (după Waisel, 1972)

Dispoziția stomatelor sub nivelul celulelor epidermice este privită ca o xeromorfoză la halofite, caracter pus în evidență şi de Chermezon (1910) la multe specii, ca de exemplu la *Arthrocnemum macrostachyum* (Fig. 2). Cu toate acestea, această trăsătură nu trebuie generalizată, şi nici privită ca un caracter absolut la halofite.

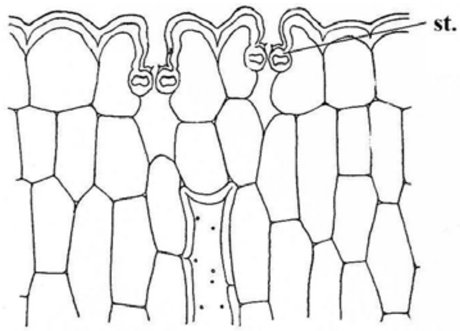


Fig. 2. Stomate (st.) localizate sub nivelul epidermei la *Arthrocnemum macrostachyum* (după Chermezon, 1910)

După cum spuneam, plantele cultivate într-un mediu îmbogățit cu NaCl au frunze cu suprafață mai mică, dar cu celule mai mari (Fig. 3), iar plantele afectate de Na_2SO_4 au celule foliare mici, dar frunze cu suprafață mai mare (Fig. 4) (Waisel, 1972). Se pare că sulfatul de sodiu influențează mai mult diviziunea celulară decât mărirea celulelor, iar clorurile afectează mai mult mărirea celulelor, decât diviziunea lor.

Suculența este unul din mecanismele propuse de Jennings (1968), pe care plantele îl folosesc pentru a putea face față concentrațiilor toxice ale ionilor. Acest mecanism a fost pus în discuție şi la plantele de mangrove, la care concentrațiile ridicate ale sărurilor în frunze pot fi evitate datorită efectului de diluție produs prin mărirea conținutului de apă din celule. Bowman (1921) (cf. Walsh, 1974) a pus în evidență o suculență mai ridicată la *Rhizophora mangle* din apa de mare decât la aceeaşi specie din apa dulce. Reinders-Gouwentak (1953) (cf. Walsh, 1974) a subliniat că frunzele de la *Sonneratia* erau frecvent suculente, iar suculența se datora prezenței unui strat hipodermic acvifer distinct. În plus, frunzele imersate în apa ce intră în contact cu acest arbore, erau de 3-5 ori mai groase față de frunzele de la nivelurile cele mai ridicate ale aceluiaşi arbore. Acelaşi autor precizează că stratul hipodermic acvifer era aproape absent la copacii

cultivați în apă dulce în grădinile botanice. Autorul este de părere că suculența la *Sonneratia* este determinată de conținutul de clor din apă.

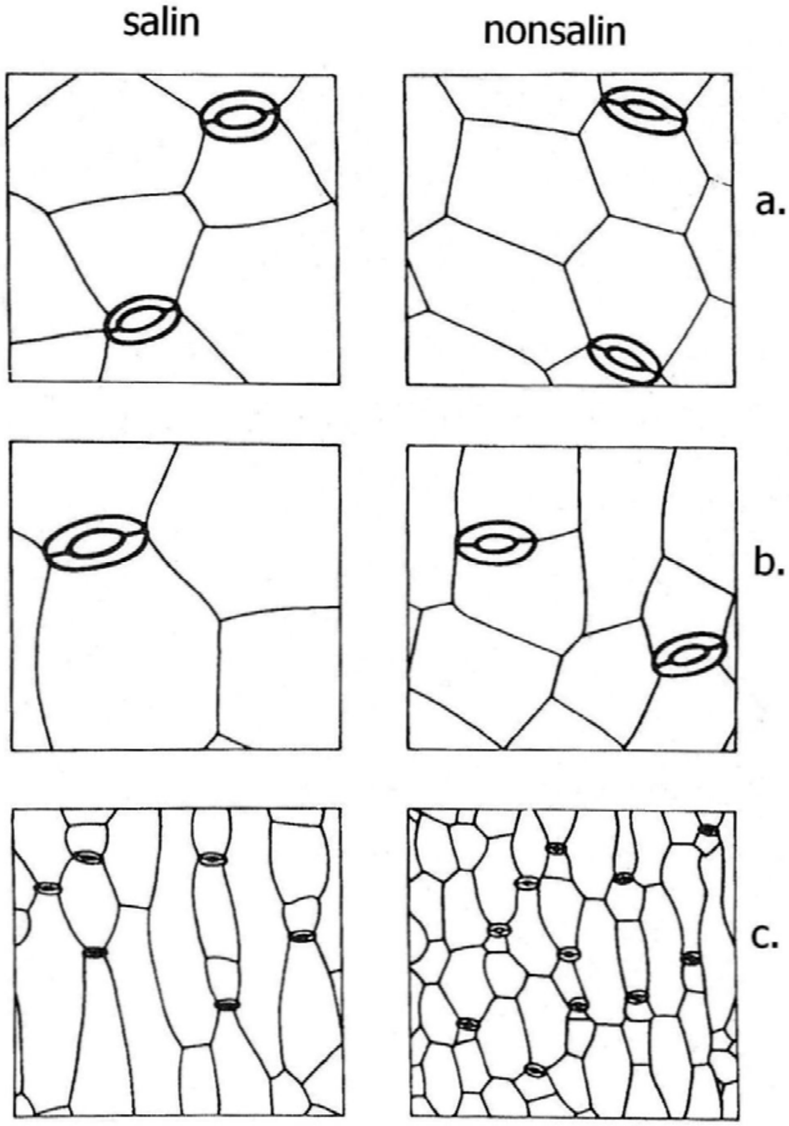


Fig. 3. Efectele salinității asupra celulelor epidermice de la *Arthrocnemum glaucum* (a), *Salicornia herbacea* (b) și *Suaeda monoica* (c) (după Waisel, 1972)

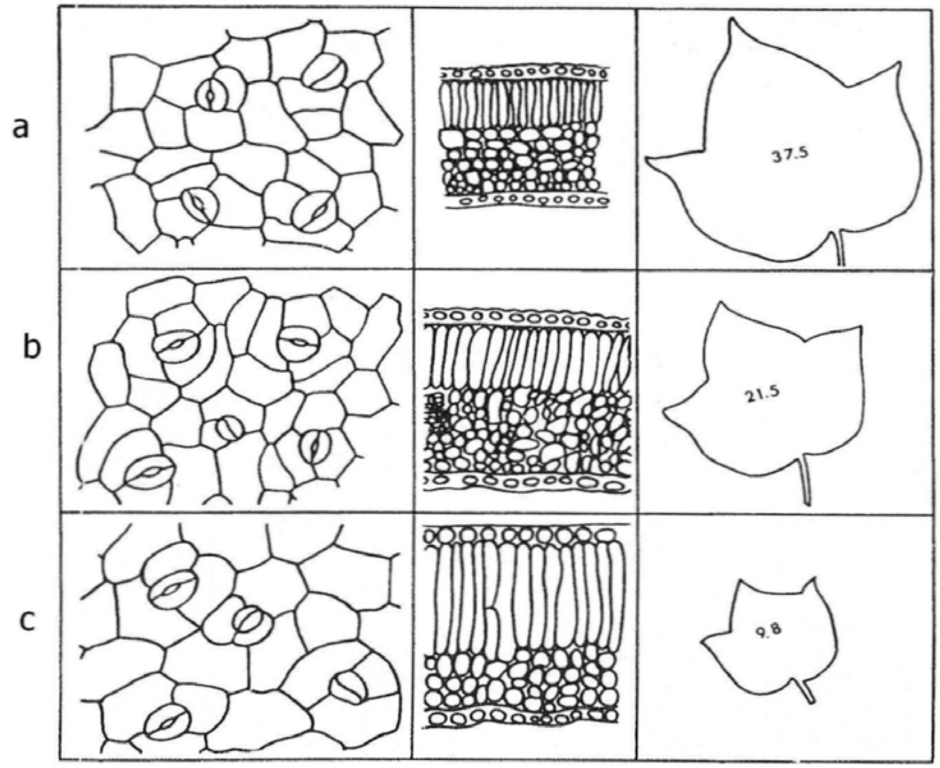


Fig. 4. Efectele Na_2SO_4 şi NaCl asupra dimensiunilor frunzei şi a celulelor lor la bumbac. a, martor; b, tratate cu sulfat; c, tratate cu clorură. 1. epidermă superioară văzută de faţă; 2. secţiune transversală prin limb; 3. suprafaţa frunzei (cm^2) (după Strogonov, 1964).

De multe ori însă, se pot stabili anumite corelaţii între suculenţă şi alte structuri ori fenomene. De exemplu, Longstreth şi Nobel (1979) au corelat efectele salinităţii asupra anatomiei foliare cu implicaţiile asupra fotosintezei la fasole, bumbac şi *Atriplex patula*. Suculenţa indusă de salinitate ar putea micşora rezistenţa pentru CO_2 absorbit şi, astfel, s-ar mări rata fotosintetică prin mărirea suprafeţei interne a frunzei, pe unitate de suprafaţă, în cadrul cărora schimburile gazoase pot să survină pe unitate de suprafaţă. În unele cazuri, concentraţiile ridicate ale substratelor în NaCl în general reduc rata fotosintetică, iar uneori aceasta poate să fie, practic, neafectată de salinitatea aridicată, la unele specii din habitatele saline.

Pentru a stabili asemenea corelaţii este necesar să facem următoarele precizări: la o iluminare optimă, fotosinteza este în general limitată de rata difuziei CO_2 în frunză. Cele mai importante componente ce controlează

această difuzie sunt reprezentate de rezistența stomatică şi rezistența mezofilului. Folosind raportul dintre suprafața mezofilului şi suprafața frunzei, rezistența mezofilului poate fi împărțită în: efecte ale structurii foliare şi rezistența inerentă la difuzia CO_2 a celulelor mezofilului. În urma experimentelor, autorii menționați au ajuns la următoarele concluzii: suculența foliară a crescut o dată cu mărirea concentrației de NaCl, la toate cele trei specii luate în studiu. Grosimea mezofilului s-a mărit, de asemeni, o dată cu salinitatea, datorită creşterii dimensiunilor celulelor palisadice şi măririi numărului de celule ale țesutului lacunos. Diametrul celulelor palisadice de la fasole şi bumbac a rămas aproximativ constant sub acțiunea tratamentelor saline. Diametrul celulelor țesutului lacunos tinde să crească o dată cu salinitatea, la toate cele trei specii.

Creşterea în lungime a celulelor palisadice şi numărul crescut de straturi în țesutul lacunos se traduc printr-un raport ridicat între suprafața celulelor mezofilului/unitatea de suprafață a frunzei, în cazul fasolei şi bumbacului, în vreme ce la *A. patula*, acelaşi raport a variat puțin cu salinitatea, din cauză că celulele palisadice cresc atât în diametru, cât şi în lungime.

Acesta este doar un singur exemplu care subliniază importantele consecințe ale suculenței şi asupra altor fenomene ce pot avea loc în corpul plantei.

Modificările în ceea ce priveşte suculența antrenează un şir întreg de caracteristici anatomice şi ultrasrtucturale, aşa cum putem vedea în tabelul 9.

Suculența este un fenomen larg răspândit şi în cazul speciilor din mangrove, care trebuie să facă față unor concentrații şi adesea, unor variații ridicate de salinitate.

Schimper (1891, 1898) (cf. Walsh, 1974) a arătat că frunzele celor mai multe specii de mangrove conțin țesuturi acvifere, fie sub forma unei hipoderme la *Rhizophora* şi *Avicennia,* fie sub forma unui strat central, la *Sonneratia.*

Stace (1966), punând în discuție posibilitatea folosirii caracterelor epidermice în unele probleme de filogenie, face un studiu detaliat în ceea ce priveşte anatomia foliară la unele specii de mangrove din familiile *Combretaceae, Rhizophoraceae,* şi *Avicenniaceae,* oferind informații referitoare şi la caracteristicile epidermice la *Bruguiera* şi *Avicennia.* El ajunge la concluzia că aceste caractere anatomice sunt asemănătoare multor xerofite. Toate speciile aveau multe caractere comune, în special o cuticulă groasă, pereți drepți ai celulelor epidermice, țesut acvifer, hidatode.

Trăsătura histo-anatomică sau ultrastructurală	Efectul salinității	Speciile	Referințe
Grosimea frunzei (suculența)	mărește	*Atriplex nummularis*	Greenway, 1968;
		A. hastata	Black, 1958; Mendoza, 1971 (cf. Caldwell, 1974);
		A. hortensis	Handley şi Jennings, 1977;
		A. patula	Longstreth şi Nobel, 1979;
		A. spongiosa	Sorey şi Wyn Jones, 1979;
		Suaeda monoica	
		Vigna unguiculata	Lacerda et. al., 2006
Numărul frunzelor per plantă	scade	*Jaumea carnosa*	St. Omer şi Schlessinger, 1980b
		Suaeda maritima	Yeo şi Flowers, 1980
Suprafața frunzelor per plantă	mărește	*Atriplex hastata*	Black, 1958;
		Suaeda maritima	Clipson (1984) (cf. Flowers et al., 1986);
		Atriplex halimus	Gale şi Poljakoff-Mayber, 1970
		Jaumea carnosa	St. Omer şi Schlessinger, 1980b
Ceară epicuticulară	mărește	*Agrostis stolonifera*	Ahmad şi Wainwright, 1976
		Suaeda maritima	Hajibagheri et. al. 1983
		Arachis hypogaea	Rao et. al., 1981
Cuticula foliară	mărește	*Suaeda maritima*	Hajibagheri et.1983
Numărul de stomate pe unitate de suprafață	scade	*Salicornia hortensis*	Strogonov, 1964
		Suaeda maritima	Siadat- Pour (1978) (cf. Flowers et al., 1986)
		Jaumea carnosa	St. Omer şi Schlessinger, 1980b
		Kandelia candel	Qiu, Lin, Guo, 2007
Mărimea celulelor foliare	mărește	*Suaeda maritima*	Yeo şi Flowers, 1980
		Jaumea carnosa	St. Omer şi Schlessinger, 1980a
		Atriplex hastata	Mendoza (1971) (cf. Caldwell, 1974)

Tabelul nr. 9. Influența salinității asupra unor trăsături structurale ale plantelor.

Aproape toate speciile aveau stomate sub nivelul epidermei, sau stomate înconjurate de peri deşi. Toți taxonii, cu excepția lui *Avicennia* şi *Conocarpus*, erau lipsiți de fascicule conducătoare laterale, sau acestea erau în număr mic, o trăsătură asociată, în general, cu dezvoltarea țesutului acvifer.

Prezentăm, în tabelul 10, cele mai importante caractere anatomice la speciile investigate de Stace (1966), care pot fi puse corelate cu suculența.

Familia ***Combretaceae***

Specia	Caracterul anatomic		
	stomatele	mezofilul	țesutul acvifer
Lumnitzera	afundate sau nu, neprotejate de peri, mai frecvente pe epiderma superioară	două straturi de celule palisadice sub fiecare epidermă; țesutul lacunos absent	aprox. 6-12 straturi de celule, dispuse central ± izodiametrice, lipsite de cloroplaste
Laguncularia	puțin afundate, neprotejate de peri, de obicei mai numeroase în epiderma superioară, lipsesc doar de pe margini	Două straturi de celule palisadice sub epiderma superioară şi 1-2 straturi de țesut lacunos, palisadic (sau combinat) sub epiderma inferioară	aprox. 6-12 straturi de celule ± izodiametrice, dispuse central, rar conținând cloroplaste
Conocarpus	neafundate, protejate sau nu de peri deşi, de obicei uşor mai abundente pe epiderma inferioară, lipsesc de pe margini	1-3 straturi de celule palisadice sub epiderma superioară şi 1 strat de celule palisadice sub epiderma inferioară; țesutul lacunos absent	aprox. 4-6 straturi de celule alungite vertical, dispuse central, rar conținând cloroplaste.

Tabelul nr. 10. Caracteristicile unor trăsături anatomice la unele specii de mangrove (după Stace, 1966)

Familia ***Rhizophoraceae***

Specia	Caracterul anatomic			
	stomatele	hipoderma	mezofilul	țesutul acvifer
Rhizophora	afundate	Cea superioară 3-5 stratificată, cu rare cloroplaste; cea inferioară de regulă absentă	1-3 straturi de celule palisadice şi cca. 8-10 straturi de țesut lacunos sub sub hipoderma superioară	Hipoderma superioară?
Ceriops	afundate	Cea superioară bistratificată, cu rare clorolpaste; cea inferioară de regulă absentă	De regulă, 1 strat palisadic şi cca. 8-10 straturi de țesut lacunos sub hipoderma superioară	Hipoderma superioară?
Bruguiera şi *Kandelia*	afundate	Atât cea superioară, cât şi cea inferioară unistratificate	De obicei, 1 strat palisadic şi cca. 8-10 straturi de țesut lacunos sub hipoderma superioară	Absent sau (?) uneori, în țesutul lacunos

Tabelul nr. 10 (continuare). Caracteristicile unor trăsături anatomice la unele specii de mangrove (după Stace, 1966)

Țesut acvifer bine dezvoltat, precum şi o hipodermă având celule asemănătoare cu cele ale țesutului acvifer, au fost observate şi de Baylis (1940-1941), care a investigat histo-anatomic specia *Avicennia officinalis* (Fig. 5). Cea mai mare parte a secțiunii este ocupată de țesutul acvifer, care

ocupă aproape jumătate din volumul frunzei. Funcția acviferă a hipodermei din dreptul epidermei inferioare este presupusă, deşi se sugerează că aceasta este formată din straturi de celule asemănătoare cu cele ale țesutului acvifer. De altfel, conform aceluiaşi autor, țesuturi acvifere subepidermice (hipodermice, n.n.), par să fie trăsături comune frunzelor speciilor de mangrove. Acestea sunt prezente, de exemplu, la şapte din cele opt specii de mangrove indiene, investigate de Mullan (1931) (cf. Baylis, 1940-1941).

Interesant este faptul că hipodermă şi țesut acvifer prezintă şi o specie de deşerturi, care poate să vegeteze şi pe terenuri saline, *Anabasis aphylla,* investigată de Leisle (1949) (Fig. 6). Credem că este un exemplu care poate susține ideea unei convergențe adaptative, în sensul că acelaşi factor modelator (salinitatea ridicată) impune prezența aceloraşi trăsături anatomice, la grupe de plante diferite.

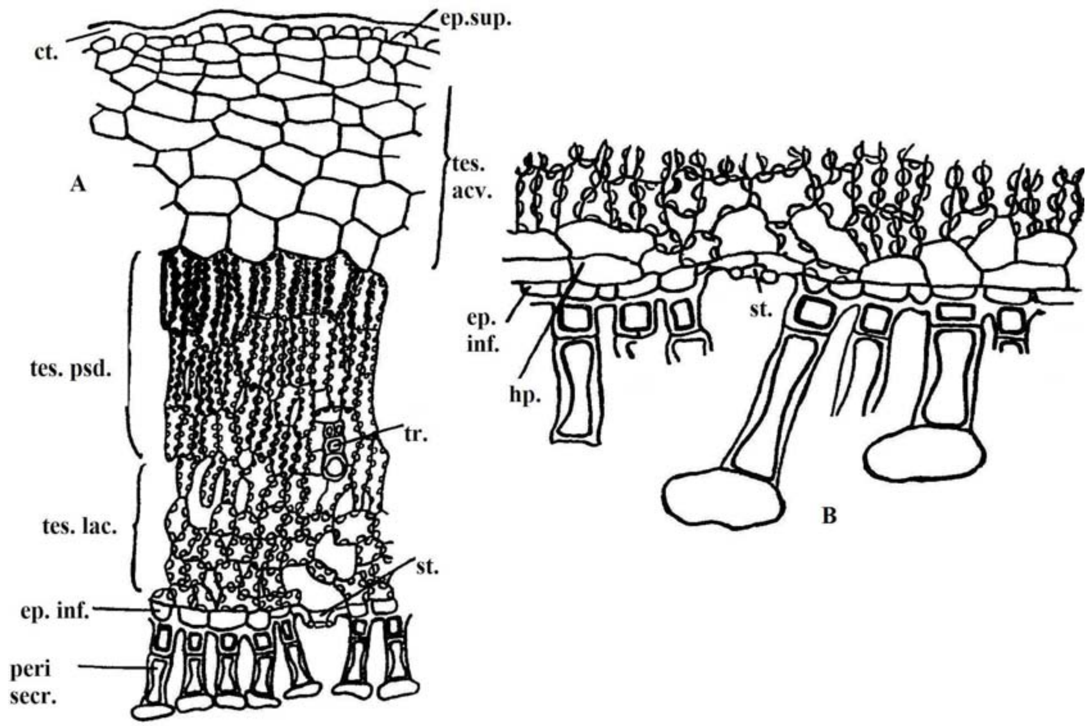


Fig. 5. Secțiune transversală prin limbul frunzei de la *Avicennia officinalis.* a. ansamblu; b. detaliu de la nivelul epidermei inferioare; ep. sup. – epidermă superioară; ep. inf. – epidermă inferioară; hp. – hipodermă; țes. acv. – țesut acvifer; țes. psd. – țesut palisadic; țes. lac. – țesut lacunos; tr. - traheide; st. – stomate; peri secr. – peri secretori (după Baylis, 1940-1941)

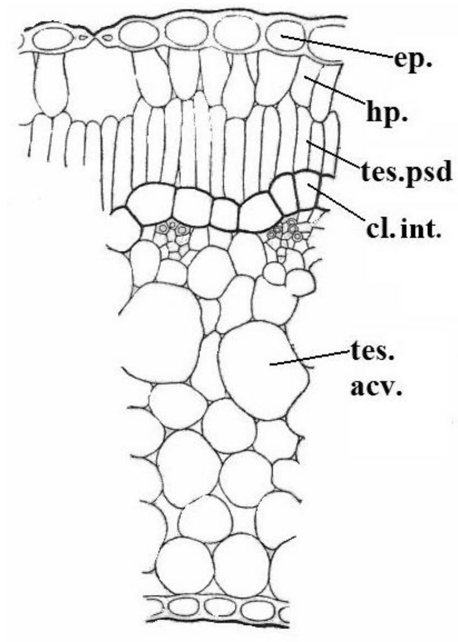


Fig. 6. Secțiune transversală prin limbul de *Anabasis aphylla* (ep. – epidermă; hp.- hipodermă; cl. int. – clorenchim intern; țes. psd. – țesut palisadic; țes. acv. – țesut acvifer; st. – stomată; țes. lac. – țesut lacunos; tr. – traheide) (după Leisle, 1949)

Suculența a fost mai bine exprimată şi la o altă specie de mangrove, *Rhizophora mangle*, ca urmare a tratamentelor saline cu NaCl (Werner şi Stelzer, 1990). De altfel, mărirea suculenței a fost unul din cele mai evidente efecte la acțiunea NaCl; frunzele hipostomatice şi-au redus numărul de stomate, iar media suprafeței ostiolelor a crescut, în vreme ce media ratei transpirației nu a variat semnificativ, ca urmare a tratamentelor saline. Frunzele plantelor supuse salinității erau mai groase decât cele ale plantelor – martor, datorită țesutului acvifer hipodermic şi celulelor mezofilului, care păreau uşor mai mari şi mult mai turgescente. Prin comparație, în frunzele plantelor – martor, celulele țesutului lacunos şi, mai ales, cele ale țesutului palisadic sunt mai compacte, spațiile intercelulare fiind mai mici. În plus, în ceea ce priveşte localizarea ionilor în diferitele țesuturi, autorii au găsit concentrațiile cele mai ridicate de Na^+ şi Cl^- în vacuolele ambelor hipoderme.

Reducerea numărului de stomate pe unitatea de suprafață este considerată o caracteristică pentru suculența indusă de salinitate şi pare să fie compensată printr-o deschidere mai mare a stomatelor. O rată mărită a asimilării CO_2 la plantele tratate cu soluție salină corespunde cu o creştere mai bună a plantelor, şi ar putea fi determinată de o combinație de factori: rezistența stomatică scăzută, care măreşte disponibilitatea CO_2, mărirea

conținutului de clorofilă şi un raport mai mare clorofila a/b în frunzele plantelor tratate cu săruri.

Inducerea suculenței de către NaCl la *Rhizophora*, în asociație cu o ridicată eficiență în utilizarea apei, precum şi experimentele pe *Aegiceras majus,* o altă specie de mangrove, la care s-a observat că NaCl induce mărirea activității PEP- carboxilazei (Joshi et. al., 1974), sugerează faptul că *Rhizophora* ar fi o plantă C_3- CAM.

Aceste detalii colaterale ne servesc pentru a sublinia o dată în plus implicațiile profunde ale suculenței în complexul plantă – salinitate.

Un studiu efectuat pe două specii de mangrove, *Avicennia germinans* şi *Conocarpus erectus* din nordul Venezuelei (Smith et. al., 1989), a subliniat de asemeni caracteristici histo-anatomice în legătură cu factorii de mediu locali (sezoane ploioase şi uscate) şi cu o anumită funcționalitate a acestor adaptări, între care suculența ocupă un loc important.

Astfel, frunzele de *A. germinans* nu au manifestat diferențe semnificative în ceea ce priveşte suculența foliară, la frunzele tinere sau mature, ori în cele două sezoane, ploios şi uscat. În schimb, la *C. erectus*, suculența a fost în general mai ridicată la frunzele mature decât la cele tinere, fapt reflectat în raportul mai mic greutate uscată/greutate proaspătă la frunzele mai în vârstă. Suculența a fost uşor mai ridicată în sezonul uscat comparativ cu cel umed, dar în mod evident cele mai suculente frunze au fost cele de pe ramurile indivizilor expuşi interfeței apă sărată – țărm. Diferențele în suculență la aceste frunze izolaterale au fost atribuite mai degrabă lungimii celulelor perpendiculare pe planul frunzei decât modificărilor în numărul celulelor. Relația dintre grosimea totală a frunzei şi lungimea celulelor din cele patru straturi de celule ale mezofilului cuprins între epiderma abaxială şi fasciculele vasculare arată că straturile interne de celule sunt responsabile de diferențele în ceea ce priveşte suculența foliară. De altfel, în afară de *Conocarpus*, structura izolaterală a frunzei, cu suculența rezultată din dezvoltarea puternică a mezofilului în centrul frunzei, este caracteristică şi altor genuri de mangrove, cum ar fi *Laguncularia, Lumnitzera* şi *Sonneratia* (Walter şi Steiner, 1936; Biebl şi Kinzel, 1965; Stace, 1966). Acest tip anatomic este diferit de un al doilea mare tip anatomic, care se referă la frunze dorsiventrale (heterofaciale), ca la: *Aegialitis, Avicennia, Rhizophora*, la care suculența rezultă din dezvoltarea unei hipoderme groase (Walter şi Steiner, 1936; Stace, 1966). Se ştie că suculența a fost asociată atât cu înaintarea frunzelor în vârstă (Walter şi Steiner, 1936; Biebl şi Kinzel, 1965), cât şi cu salinitatea solului

(Camilleri şi Ribi, 1983) şi pare să fie mai probabil rezultatul creşterii dimensiunii celulelor, decât diviziunii celulare.

Prezența glandelor salifere la *Avicennia* ar putea explica de ce la această specie suculența nu este la fel de bine reprezentată ca la *Conocarpus*, deoarece se cunoaşte eficiența acestor structuri în a controla şi regla conținutul de săruri în corpul plantei. Sunt, deci, două mecanisme distincte, iar suculența variază mai puțin la crinohalofite decât la speciile care nu excretă săruri.

Dintre speciile de halofite investigate de noi, la câteva am evidențiat structuri acvifere, în special la nivelul limbului foliar, ceea ce conferă un anumit grad de suculență organului respectiv.

Astfel, la *Petrosimonia triandra*, limbul prezintă în secțiune transversală, în masa sa principală, celule mari, ce constituie un țesut acvifer care înglobează în centrul său un fascicul conducător bine conturat (Grigore şi Toma, 2008), aşa cum se poate vedea în figurile 7 şi 8. Structura este foarte asemănătoare cu cea întâlnită la cea de-a doua specie de *Petrosimonia* din flora României, şi anume, *P. oppositifolia* (Grigore şi Toma, 2008), cum se poate observa din figurile 9 şi 10. Precizăm că plantele au fost recoltate de pe ochiuri de sărături uscate, ceea ce ar putea justifica considerarea acestor țesuturi acvifere ca o xeromorfoză, dar şi în contextul funcțiilor şi implicațiilor pe care fenomenul de suculență le are şi pe care le-am discutat pe parcursul acestui capitol.

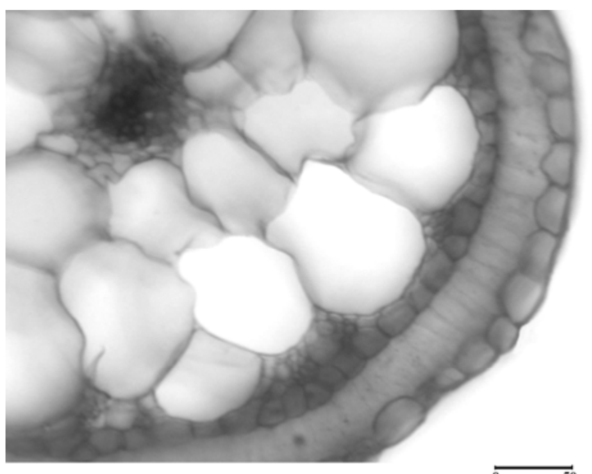


Fig. 7. Secțiune transversală prin limbul foliar de la *Petrosimonia triandra* (original)

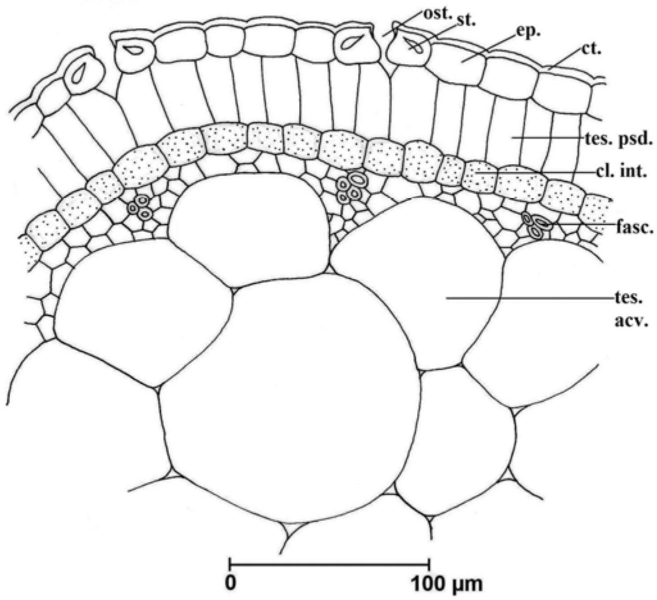


Fig. 8. Secțiune transversală prin limbul foliar de *Petrosimonia triandra* (ep. – epidermă; ct. – cuticulă; cl. int. – clorenchim intern; fasc. – fascicul conducător ; țes. acv. – țesut acvifer; țes. psd. – țesut palisadic; ost. – ostiolă; st. - celulă stomatică) (original)

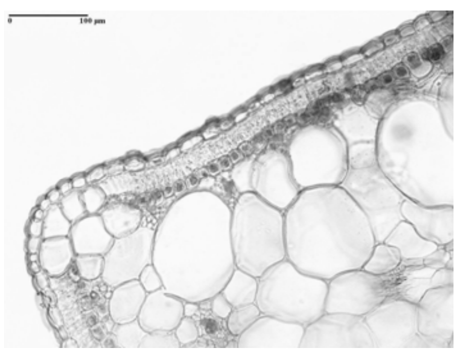


Fig. 9. Secțiune transversală prin limbul foliar de *P. oppositifolia* (original)

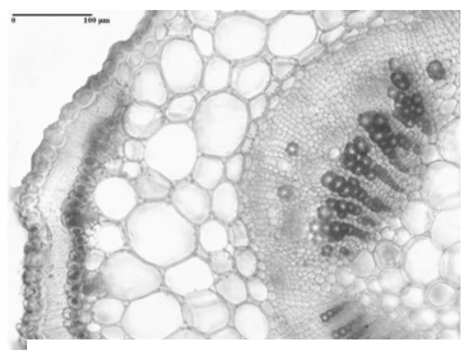


Fig. 10. Secțiune transversală prin tulpina (în regiunea superioară), de *P. oppositifolia* (original)

Ca un aspect interesant, celule acvifere am evidențiat şi în tulpina de la *P. oppositifolia*, în treimea ei superioară, trăsătură pe care nu am găsit-o în tulpina de *P. triandra.*

La *Suaeda maritima*, taxon recoltat de pe o sărătură umedă, alături de *Salicornia europaea*, mezofilul este aproape în întregime de tip palisadic, format din celule foarte mari, dispuse în 2-3 straturi, dar la mijlocul grosimii mezofilului celulele sunt izodiametrice ori uşor alungite tangenţial; în ţesutul lacunos se află mai multe fascicule conducătoare dispuse pe o bandă, din care cel median este ceva mai mare, iar parenchimul acvifer conferă suculenţa (Grigore şi Toma, 2008), cum se poate observa în figurile 11, 12, 13.

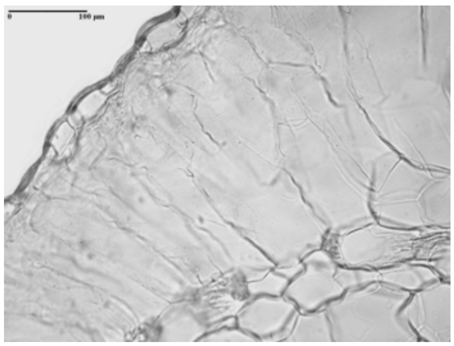


Fig. 11.

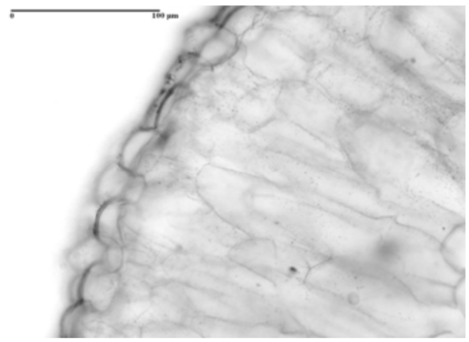


Fig. 12.

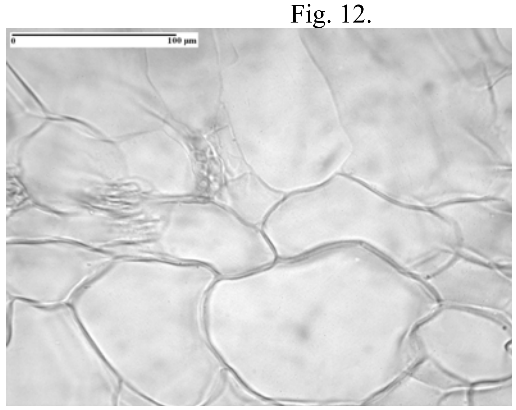


Fig. 13.

Fig. 11, 12, 13. Secţiuni transversale prin limbul de la *Suaeda maritima* (original)

O structură puţin diferită a fost evidenţiată de Chermezon (1910) pentru o altă specie a genului *Suaeda*, şi anume *S. fruticosa* (fig. 14).

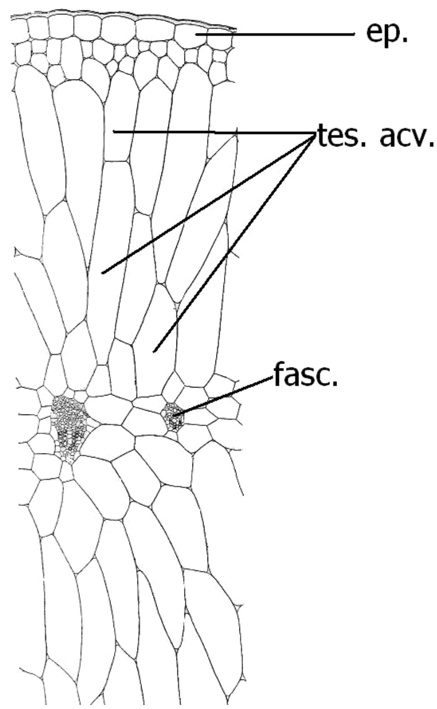


Fig. 14. Secţiune transversală prin limbul frunzei de la *Suaeda fruticosa* (ep. – epidermă; fasc. – fascicul; ţes. acv. – ţesut acvifer) (după Chermezon, 1910)

Aşa cum se poate observa din figura 14, în secţiune transversală *S. fruticosa* prezintă: epidermă, cu celule destul de mari, primele 1-3 straturi din mezofil sunt formate din celule clorofiliene, rotunde sau ovale; ţesutul subiacent este format din celule foarte mari, mult alungite, fără meaturi sau cu meaturi mici, neformând straturi distincte, dar lipite unele de altele prin extremităţi; toate aceste celule (cu foarte puţine cloroplaste) constituie ţesutul acvifer.

La o altă specie investigată de noi, *Artemisia santonicum*, mezofilul laciniei este în totalitate de tip palisadic, iar fasciculul conducător mare, central, precum şi fasciculele mai mici, sunt înconjurate de celule acvifere mari (Grigore şi Toma, 2006) (Fig. 15, 16, 17, 18). Planta a fost, într-adevăr, recoltată de pe un ochi de sărătură uscat. De altfel, şi reducerea suprafeţei foliare, în sensul micşorării intensităţii transpiraţiei, este tot un caracter de xerofitism.

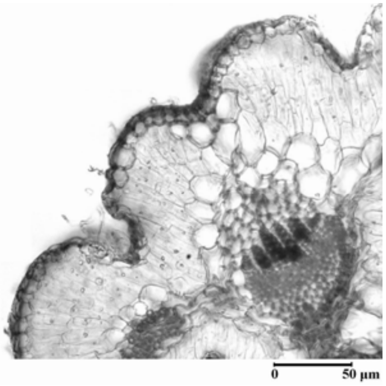


Fig. 15.

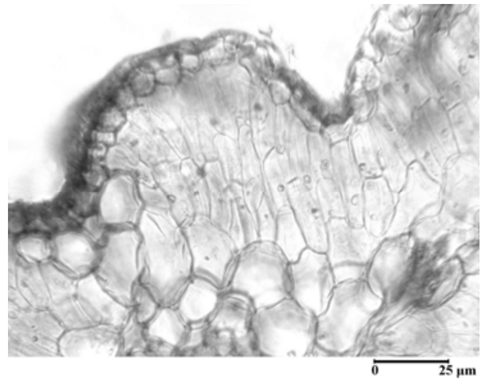


Fig. 16.

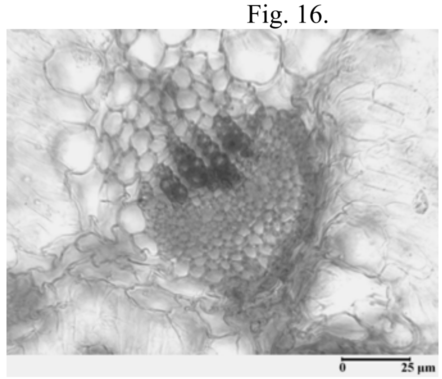


Fig. 17.

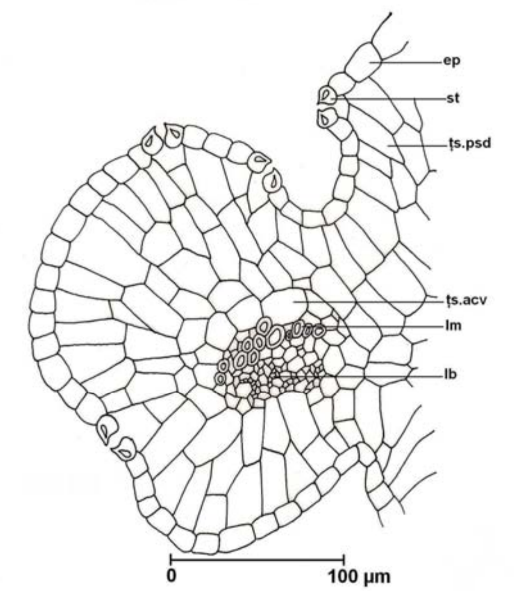


Fig. 18.

Fig. 15-18. Secţiuni transversale prin laciniile frunzei de la *Artemisia santonicum* (original)

Caracterul de suculență a fost evidențiat şi la *Salicornia europaea*, atât sub forma unui țesut acvifer bine dezvoltat, cât şi sub forma unui țesut palisadic aflat sub epidermă, pe întreaga circumferință a organului (Grigore şi Toma, 2008.) (Fig. 19, 20).

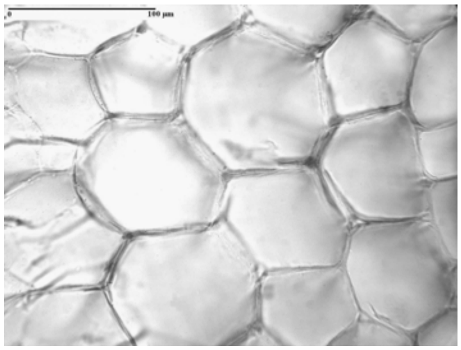


Fig. 19.

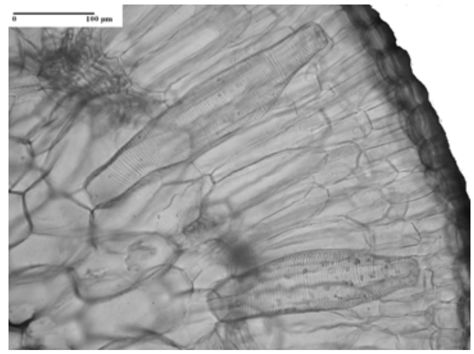


Fig. 20.

Fig. 19, 20. Secțiuni transversale prin „limbul foliar" de *Salicornia europaea* (original)

Oarecum legat de suculență, la acest taxon mai există o problemă destul de controversată, chiar şi în zilele noastre: care este originea acestor țesuturi suculente şi, mai ales, formațiunile vegetative supraterane ar trebui considerate tulpină sau frunze? Spunem asta, gândindu-ne în primul rând la morfologia şi anatomia speciei *Salicornia europaea,* caracterizată uneori ca plantă afilă, alteori cu frunze mici, extrem de reduse, sau concrescute parțial cu tulpina.

Halofitele suculente sunt clasificate, în general, în două categorii: cele cu frunze suculente şi cele cu tulpini suculente. Dar iată că cel puțin din punct de vedere morfologic, dacă nu chiar şi anatomic, distincția între cele două organe nu poate fi făcută cu uşurință.

Unii autori (De Fraine, 1912; Halket, 1928; James şi Kyhos, 1961) privesc aceste organe suculente ca fiind frunze după origine, în vreme ce alții (Fahn şi Arzee, 1959; Fahn, 1963) le privesc ca fiind tulpini, scoarța lor fiind suculentă. Opinia noastră, vorbind din punct de vedere strict histo-anatomic, este că natura acestor organe cărnoase este foliară, pentru aceasta pledând structura tipică de limb, cu epidermă, țesut palisadic bi - sau tristratificat şi parenchim acvifer care înconjoară cilindrul central. În plus, prezența a numeroase fascicule conducătoare la limita dintre țesutul palisadic şi cel lacunos ar fi o dovadă că întreagă structură aparține unei perechi de frunze opuse, strâns lipite la fața externă a tulpinii.

Anderson (1975), care studiază pe *Salicornia virginica*, se referă la acest țesut suculent ca la o frunză, arătând că, de fapt, aşa-numita tulpină afilă nu este altceva decât o tulpină cu două frunze aplatizate, care înconjoară fiecare internod. În secțiune transversală se poate observa o epidermă oarecum papiloasă, formată din celule mici, cu peretele extern puternic cutinizat Sub epidermă se află un țesut palisadic, format din două rânduri de celule (Fig. 21, 22). Restul țesutului foliar este un parenchim, cu spații intercelulare mari. În interiorul acestui țesut al frunzei, considerat de unii ca țesut al tulpinii, se observă un strat de celule cu pereții extern, radiari şi intern îngroşați. Nu au fost puse în evidență benzi caspariene la acest nivel, dar țesutul acesta pare să aibă celelalte caracteristici structurale ale endodermei. Sub endodermă se află un periciclu, care dă naştere nu numai rădăcinilor adventive, dar şi țesuturilor meristematice secundare: cambiul şi felogenul.

Originea foliară a acestor țesuturi suculente este susținută şi de Duval-Jouve (1868) (cf. Fahn şi Arzee, 1959). Pe baza datelor morfo-

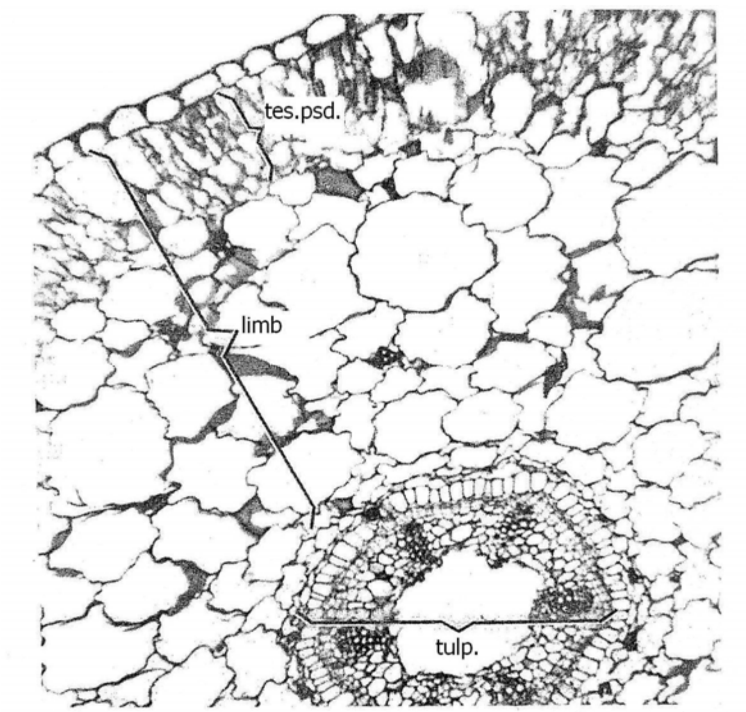


Fig. 21. Secțiune transversală prin țesuturile suculente de *Salicornia virginica* (țes. psd. – țesut palisadic; tulp. - tulpină) (după Anderson, 1975)

anatomice, acesta era de părere că țesutul suculent provine din creşterea decurentă a frunzelor. Punctul său de vedere s-a bazat şi pe fenomenul de îndepărtare („lepădare”) a acestui țesut. Dangeard (1887) şi Monteil (1906) (cf. Fahn şi Arzee, 1959), lucrând cu specii de *Salicornia* şi *Arthrocnemum*, au presupus că acest țesut suculent ar reprezenta tecile unite ale frunzelor opuse.

De Fraine (1912), în studiul său asupra genului *Salicornia,* a ajuns şi el la concluzia că acest țesut suculent este de origine foliară, provenind din creşterea decurentă a frunzelor. Punctul său de vedere se bazează pe următoarele considerente:

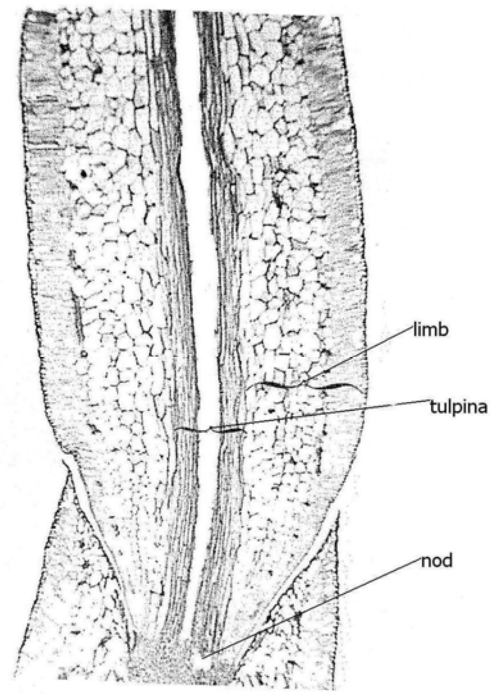


Fig. 22. Secțiune longitudinală prin organele suculente de la *Salicornia virginica* (după Anderson, 1975)

1. asemănarea structurii acestui țesut suculent cu aceea a frunzelor;
2. sistemul nervurilor derivă din anastomozarea ramurilor laterale ale marginilor frunzelor;

3. căderea acestui țesut suculent asimilator, ca rezultat al suberificării celulelor din stratul intern;
4. asemănarea dezvoltării cotiledoanelor şi hipocotilului cu cea a frunzelor adiacente şi a internodurilor.

Keller (1951) (cf. Fahn şi Arzee, 1959) este de părere că la speciile de *Salicornia* formațiunea aceasta suculentă provine din fuziunea şi alipirea frunzelor cu tulpina. Concluziile acestuia s-au bazat pe studierea unor anomalii, cum ar fi plantule cu 3 cotiledoane şi noduri unifoliate, aranjament asimetric al țesutului suculent internodal la unele plante care au fost cultivate.

Leisle (1949), studiind anatomia şi ecologia unor halofite şi xerofite cu frunze reduse, precizează că, la *Anabasis aphylla*, acest țesut derivă din fuziunea frunzelor opuse şi argumentează astfel:

1. la plantulele de *Anabasis*, nodurile cele mai joase, adiacente cotiledoanelor, au frunze destul de proeminente, iar la cele mai îndepărtate, frunzele se reduc treptat;
2. de la marginile frunzelor (libere) până la baza țesutului suculent internodal apar atât țesut palisadic, cît şi țesut acvifer;
3. lungimea diferită a frunzelor la diferite specii de *Anabasis* (*A. micradena, A. brevifolia, A. salsa*), este interpretată de Leisle ca fiind rezultatul fuziunii foliare.

Cooke (1911), studiind anatomia speciei *Salicornia australis*, se referă la această formațiune suculentă ca reprezentând de fapt baza frunzelor ce înconjoară tulpina propriu-zisă (Fig. 24).

Iată câteva dintre motivele pentru care autoarea consideră că ar trebui folosit termenul de „baza frunzei” atunci când se vorbeşte despre această scoarță (suculentă):

1. sistemul vascular în această porțiune seamănă cu cel dintr-o frunză; poziția fasciculelor vasculare este comparabilă cu cea din porțiunea bazală a unor frunze peltate;
2. exceptând ramura mediană, această rețea nu are nici o legătură cu tulpina;
3. fasciculele conducătoare se termină orb în mezofil;
4. nu există nici o diferență între celulele palisadice dintr-o frunză şi cele de la baza frunzei;

5. țesutul acvifer din această bază a frunzei este în totalitate asemănător cu cel din mezofilul frunzei;
6. sub baza frunzei, tulpina îşi pierde țesutul palisadic; este vorba de o scurtă porțiune a fiecărui internod, adică porțiunea acoperită de frunzele următorului nod.

Secțiuni transversale făcute la nivelul internodului, înainte de a dispărea baza frunzei, evidențiază următoarele:

1. epidermă unistratificată, peretele extern al celulelor fiind acoperit de cuticulă;
2. țesut palisadic şi traheide dispersate;
3. țesut acvifer limitat la interior de o endodermă;
4. fragmente din fasciculele conducătoare fibroase, dispersate în țesutul acvifer;
5. cilindru central, cu un periciclu bine dezvoltat; aceasta este, conform autoarei, singura porțiune care trebuie numită „tulpină", aici fiind implântate fasciculele conducătoare colaterale.

Acest ultim punct de vedere, care reduce practic tulpina la cilindrul central, este susținut, cum arătam, şi de Anderson (1975) (a se vedea şi figura 21), şi de Chermezon (1910), care a investigat specia *Salicornia fruticosa* (fig. 23). Mai mult, acesta din urmă consideră stratul de celule care mărgineşte țesutul acvifer la interior ca fiind format din celule distincte, aplatizate tangențial, ceea ce ar reprezenta de fapt epiderma superioară a frunzei sudate cu tulpina.

În fine, revenind la observațiile lui Cooke, mai spunem doar că secțiunile făcute sub baza frunzei arată următoarele:

1. epidermă cu celule mai mici decât cele din baza frunzei şi cu pereți subțiri;
2. hipodermă bistratificată;
3. scoarță formată din celule parenchimatice cu pereți subțiri, amintind de cele ale țesutului acvifer, numai că sunt mult mai mici; numărul cloroplastelor este mai mic decât cel din celulele clorenchimului bazei foliare;
4. cilindru central;

La acest nivel nu există cuticulă, stomate, țesut palisadic, traheide dispersate sau elemente vasculare fibroase; acestea din urmă mai vizibile numai în cilindrul central.

Stomatele sunt situate sub nivelul epidermei (Fig. 24a), o trăsătură, după cum spuneam, caracteristică şi pentru alte halofite.

Ceea ce surprinde în toată această controversă este lipsa unui limbaj uniform şi a unei caracterizări constante a unor structuri evidențiate la nivelul acestor țesuturi cărnoase, suculente. Acesta este motivul pentru care nici noi nu preferăm folosirea unui termen precis, constant, ci mai degrabă apelăm la expresia generică „țesut suculent”, „formațiune suculentă”, care poate părea un pic cam vagă. De fapt, folosim această sintagmă pentru a desemna totalitatea țesuturilor cuprinse de la epidermă şi până în interior, la nivelul a ceea ce pare şi a fost descris ca cilindru central (tulpină propriu-zisă); deşi, punctul nostru de vedere este că această formațiune are origine foliară.

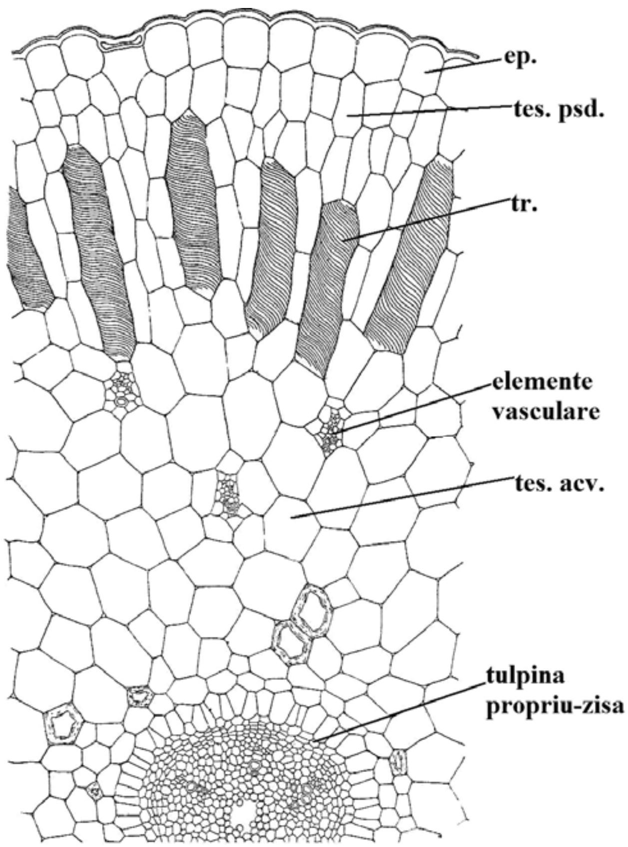
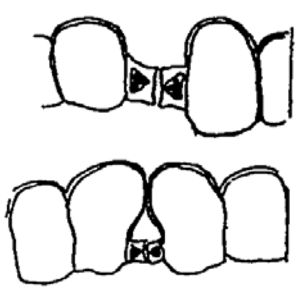
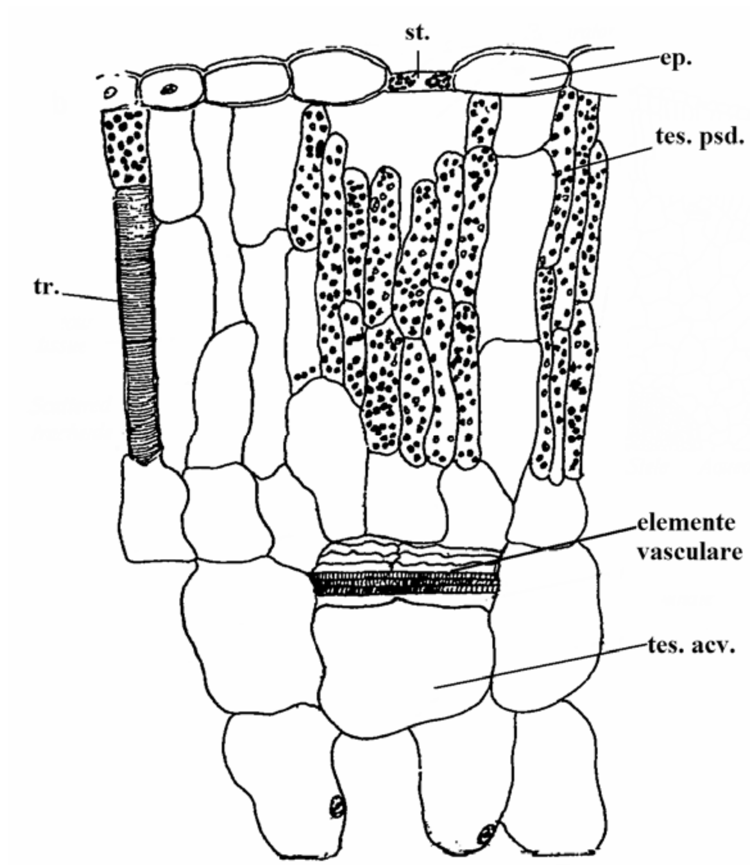


Fig. 23. Secțiune transversală printr-un articul tânăr de la *Salicornia fruticosa* (ep. – epidermă; țes. acv. – țesut acvifer; țes. psd – țesut palisadic; tr. - traheide) (după Chermezon, 1910)



a.



b.

Fig. 24. *Salicornia australis*: a. stomate cu cameră suprastomatică; b. secțiune transversală prin baza frunzei (ep. – epidermă; tr. – traheide; st. – stomată; țes. acv. – țesut acvifer; țes. psd. – țesut palisadic) (după Cooke, 1911)

Uneori, aceeaşi anatomie topografică este descrisă fie ca secțiune prin limbul foliar, fie prin baza frunzei, fie printr-un articul, fie prin tulpină. Este şi situația lui Cross (1909) care, studiind aceeaşi specie, *Salicornia*

australis (Fig. 25), caracterizează planta ca fiind **complet** (subl. n.) lipsită de frunze, deşi secţiunea transversală prin „tulpină" este destul de asemănătoare cu cea prezentată de Cooke (1911).

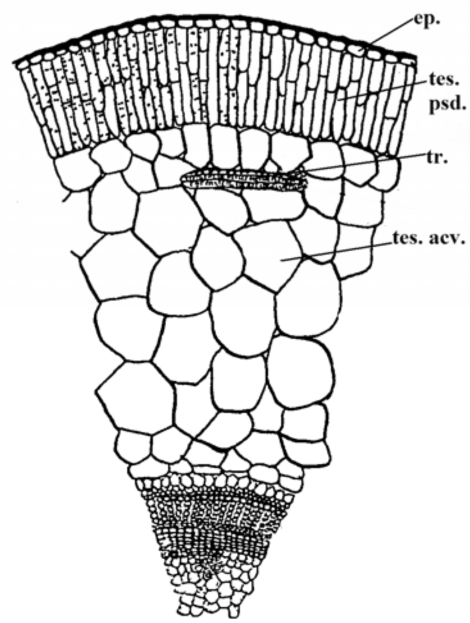


Fig. 25. Secţiune transversală prin „tulpina" de la *Salicornia australis* (ep. – epidermă; tr. – traheide; ţes. acv. – ţesut acvifer; ţes. psd. – ţesut palisadic) (după Cross, 1909)

După ce am văzut câteva descrieri ale acestor ţesuturi suculente, precum şi argumentele diferiţilor autori folosite spre a pleda pentru caracterizarea acestora ca fiind de origine foliară, să vedem şi unele contraargumente. Ne referim la autorii care susţin că aceste ţesuturi localizate la periferia cilindrului central ar reprezenta, de fapt, scoarţă tulpinală.

Amintim că autorii ce susţineau natura foliară au pornit de la asemănarea ţesuturilor asimilatoare cu cele ale frunzei. Această „dovadă" este privită de Fahn şi Arzee (1959) ca fiind discutabilă atâta timp cât transferul funcţiei de la un organ la altul este ceva comun la plante. Conform acestora, ţesuturile asimilatoare apar în tulpinile multor plante, ale căror frunze sunt reduse, cum ar fi: *Genista sphacelata, Retama sp., Spartium sp.* Mult mai rar, este posibilă şi transformarea tulpinilor în filocladii.

Pentru De Fraine (1912), „lepădarea” acestei formațiuni este o dovadă a naturii sale foliare. Volkens (1887) descria separarea acestei formațiuni ca fiind cauzată de moartea felogenului situat profund, deoarece se cunoaşte faptul că atunci când un asemenea felogen ia naştere în tulpină, țesuturile externe sunt separate sub forma unui cilindru complet. Părerea lui Fahn şi Arzee (1959) este că acest tip de îndepărtare a țesuturilor este caracteristică multor tulpini, şi nu poate, deci, fi folosită ca un argument pentru originea foliară. La Chenopodiaceele articulate, scoarța şi frunzele reduse ale fiecărui internod sunt îndepărtate împreună, ca o unitate, însă separat de la fiecare internod în parte. Această „lepădare” se datorează mai degrabă connstricției la bază a fiecărui internod, unde scoarța este destul de îngustă.

Un alt argument pentru originea foliară a acestor țesuturi a fost adusă, cum am văzut, de Leisle (1949), referindu-se la micşorarea gradată a porțiunilor libere ale frunzelor la plantulele de *Anabasis aphylla.* Aceasta era interpretat de Leisle ca rezultat al fuziunii frunzelor şi alipirii lor de tulpină, însă Fahn şi Arzee (1959) consideră asta pur şi simplu ca nişte stadii ale reducerii frunzelor. Asta poate fi întâlnit şi la plantele tinere de *Acacia,* unde frunzele compuse, filodiile şi structurile intermediare se găsesc pe aceeaşi plantă. Mai mult, dacă această alipire are loc, ar trebui să fie înregistrat un număr crescut de urme vasculare, ca rezultat al includerii urmelor foliare.

Respingând aceste argumente, autorii conchid că, de fapt, țesutul suculent situat la exteriorul cilindrului central al plantei trebuie privit ca pe o scoarță veritabilă (a tulpinii).

Părerea noastră este că asemenea controverse apar ca urmare a faptului că autorii au investigat specii diferite, urmărind criterii diferite şi au dat anumite interpretări în concordanță cu rezultatele lor.

O altă structură foarte interesantă am evidențiat-o la nivelul țesutului palisadic de la *Salicornia:* este vorba de traheoidioblaste, înalte cât toată grosimea țesutului palisadic, saculiforme, cu îngroşări particular (Fig. 26) (Grigore şi Toma, 2008). Ele au fost evidențiate şi de Anderson (1974) la *S. virginica* (Fig. 27)*,* de Chermezon (1910) la *S. fruticosa* (Fig. 23)*,* de Cooke (1911) la *S. australis* (Fig. 24) de Keshavarzi şi Zare (2006), la *S.europaea,* de Fahn şi Arzee (1959) la *Arthrocnemum glaucum.* Aceste structuri particulare sunt numite „les grandes cellules spiralées” de către Chermezon, care îl citează şi pe Duval-Jouve ca evidențiindu-le, şi care la atribuie un rol aerifer. Mangin (1882), citat de Chermezon (1910), credea că au un rol de susținere, afirmând că nu sunt în contact cu stomatele. Warming

(1902), citat de acelaşi autor, le asimila cu traheidele acvifere. Cooke (1911) era de părere că acestea au rol aerifer, iar Keshavarzi şi Zare (2006) consideră că ele intervin în transportul apei către țesuturile periferice. Un rol în bilanțul hidric le atribuie şi Anderson (1974).

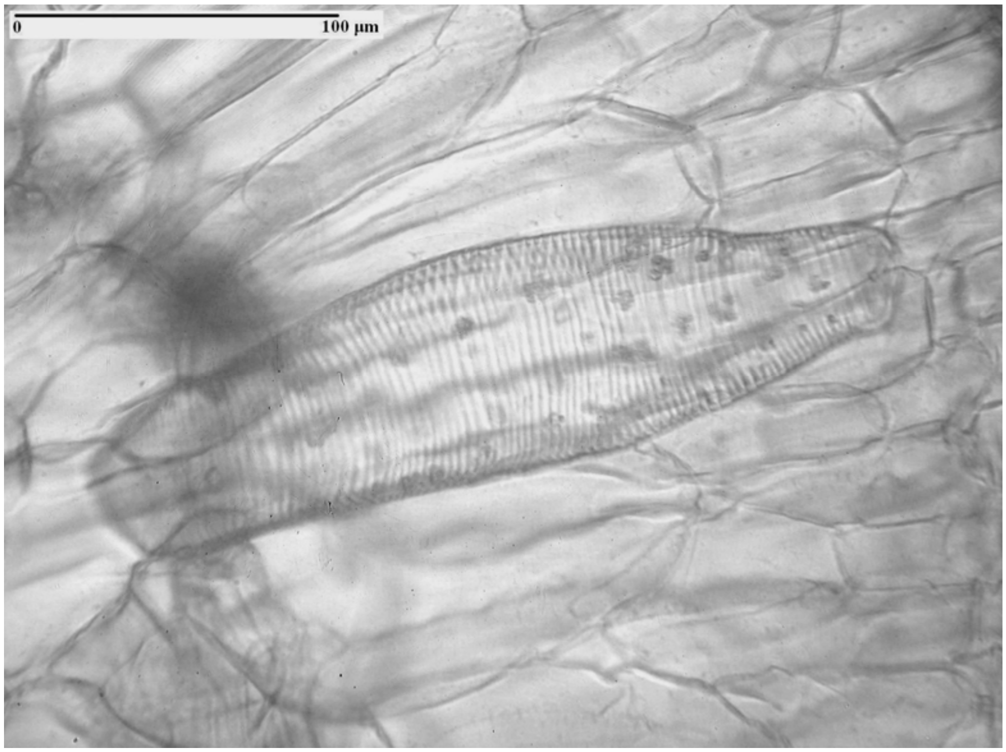


Fig. 26. Traheide din limbul foliar de *Salicornia europaea* (după Grigore şi Toma, 2008)

Conform investigațiilor lui Cooke (1911), alungirea acestor traheide este perpendiculară pe epidermă, dar nu sunt în contact direct cu aceasta, ci se termină la o distanță mică de ea. Deşi sunt destul de numeroase, nu formează un strat distinct de celule.

Capătul opus al traheidelor se termină în țesutul acvifer, fără să existe o conexiune cu fasciculele conducătoare. Forma acestora este cilindrică, iar capetele sunt oblice uneori. Pereții sunt de regulă mai groşi decât cei ai celulelor înconjurătoare; îngroşările iau forma unor spirale foarte fine.



Fig. 27. Traheide în structura limbului de *Salicornia virginica* (ep. – epidermă; tr. - traheide) (după Anderson, 1975)

.

Keshavarzi şi Zare (2006) descriu aceste formaţiuni ca pe nişte celule spiralate mari, incolore, care sunt localizate printre celulele palisadice ale organelor foliare, lungimea lor fiind paralelă cu celulele palisadice. Grosimea acestora este foarte variabilă, însă lungimea lor cuprinsă între 200-350 μ la *Salicornia europaea* şi de circa 150-250 μ la *Arthrocnemum macrostachyum*. Epiderma este rareori în contact cu aceste traheide şi nu

există o legătură între acestea şi sistemul conducător. Forma lor este cilindrică, iar capetele sunt uneori oblice.

În anumite situații, aceste traheide au fost interpretate ca fiind glande secretoare de săruri, la specia *Salicornia europaea* (Bercu, Bavaru, 2005). Anderson (1975) era de părere că acestea nu ar trebui considerate glande, deoarece nu au demonstrat un conținut ridicat de săruri prin teste histochimice. Aşa cum arătam în altă parte (Grigore şi Toma, 2008), în ceea ce ne priveşte, în acord cu ultimul autor citat, nu credem că aceste elemente structurale ar putea fi glande secretoare de săruri, deoarece *S. europaea* nu este o crinohalofită, ci dispune de alte mecanisme reglatoare ale sării. În plus, pe preparatele analizate de noi, acestea nu sunt în contact direct cu epiderma, eventual cu stomatele sau cu alte formațiuni implicate în secreție. Ele nu pot constitui glande în sensul strict al termenului, în conformitate cu definiția lui Fahn (1988): „glandele salifere sunt **celule** epidermice specializate sau trichomi specializați, care joacă un rol activ în secreția de soluții de săruri minerale...". E drept că, în unele situații, aceste traheide conectează țesutul acvifer cu epiderma, ca în cazul speciei *Arthrocnemum fruticosum* şi se presupune că ar avea rol în absorbția picăturilor de rouă de către epidermă (Saadeddin şi Doddema, 1986), dar aceasta nu este valabil pentru materialul analizat de noi. În tot cazul, se pare că aceste „ sclereide", cum le numeşte Waisel (1972), ating dimensiuni mai mari la plantele expuse unor condiții ridicate de salinitate, cu NaCl îndeosebi (Fig. 28), deci se pare că sunt halosensibile.

Saadeddin şi Doddema (1986), evidențiind aceste structuri anatomice, oferă o succintă, dar potrivită, caracterizare a părții supraterane a unei plante suculente, articulată. Astfel, aceasta constă „dintr-o tulpină cu două frunze opuse, decusate, la fiecare nod, baza fiecărei perechi, suculentă, amplexicaulă, prelungită în partea din josul tulpinii şi fuzionată cu aceasta, formând un cilindru suculent discontinuu, în jurul internodurilor". Frunzele sunt formate dintr-un strat asimilator palisadic şi un țesut acvifer **conectat** (subl. n.) cu epiderma printr-un număr mare de traheoidioblaste („vessel-like tracheoid idioblasts", în original).

E tentant să se atribuie o semnificație ecologică acestui fenomen atât de complex, dar şi comun, al suculenței. Credem că semnificația suculenței poate fi corelată şi cu factorii de mediu locali. Astfel, *Petrosimonia oppositifolia* a fost recoltată de pe un ochi de sărătură uscat (am putea, deci, apriori, să punem „diagnosticul" de xero-halofită), putându-se explica astfel necesitatea prezenței unor țesuturi acvifere.

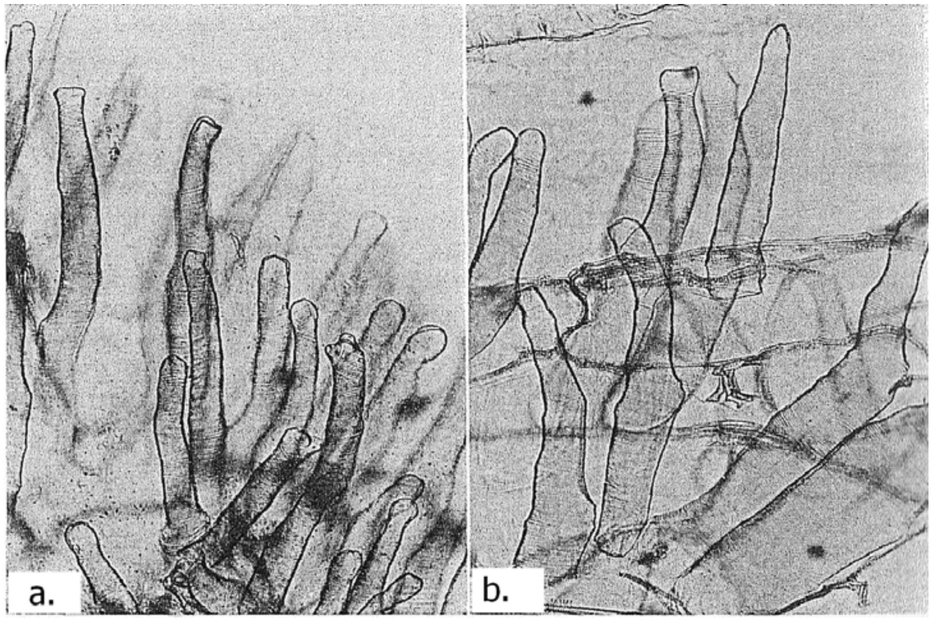


Fig. 28. „Sclereide” la *Salicornia europaea*: plante cultivate fără adaus de săruri (a) şi plante cultivate cu 100 mM NaCl (după Waisel, 1972)

Salicornia europaea este o higro-halofită, fiind recoltată, ca şi *Suaeda maritima,* de pe o sărătură umedă, nisipoasă, colmatabilă uneori, iar prezenţa suculenţei, alături de efectul dilutiv pe care l-am discutat, intervine şi în menţinerea turgescenţei celulare, adică un alt mijloc responsabil de statura erectă a plantei, fiind cunoscut faptul că ţesuturile mecanice sunt rudimentare, slab dezvoltate la această specie. „Îndată ce turgescenţa nu mai este asigurată, prin absenţa apei, planta piere în mod fatal”, scrie Prodan (1922), referindu-se la *Salicornia.* Din acest motiv, specia este legată de medii puternic saline, clorurice, dar umede; este vorba, practic, de un lanţ microecologic închis, adică salinitatea clorurică a solului induce suculenţa, care are şi rol atât de diluţie a ionilor toxici, dar şi de menţinere a presiunii osmotice, a turgescenţei, ceea ce permite plantei absorbţia sevei brute pe de o parte, dar şi poziţia erectă a plantei. În lipsa apei din sol, planta poate muri fie din cauza concentrării sărurilor în celule, cu efect letal, fie din cauza pierderii, reversibile sau nu, a portului erect. Iată, deci, că şi bilanţul hidric, alături de cel al sărurilor, nu trebuie nicidecum neglijat. Aşadar, *Salicornia europaea* este o specie higrofilă, de la potrivit la puternic halofilă, dezvoltându-se pe lăcovişti salinizate, umede, de luncă în profunzime şi mai

puține umede de la suprafață (Bucur, 1960), având aproximativ aceleaşi exigențe ecologice ca şi *Suaeda maritima.* Ambele sunt specii care formează asociații clorurice (Şerbănescu, 1965). În plus, vorbind de importanța apei pentru *Salicornia,* trebuie spus că germinarea semințelor se face, în majoritatea cazurilor, sub apa de precipitație, când sărurile sunt foarte diluate, conform aceluiaşi autor.

1.AHMAD I. and WAINWRIGHT S. J., 1976 – Ecotype differences in leaf surface properties of *Agrostis stolonifera* from salt marsh, spray zone and inland habitats. New Phytol., 76: 361-366
2.BAYLIS G. T. S., 1940-1941 – Leaf anatomy of the New Zealand Mangroves. Trans. Proc. Royal Soc. New Zeal., 70: 164-170
3.BERCU RODICA, BAVARU ELENA, 2005 - Contribuții la cunoaşterea anatomiei speciei *Salicornia europaea* L. (*Chenopodiaceae*). Lucr. Şt. Univ. Şt. Agr. Med. Vet. „Ion Ionescu de la Brad", Iaşi, ser. Hort., anul XLVII, vol. 1 (48): 625-630
4.BERNSTEIN L., 1961 – Osmotic adjustment of plants to saline media. I. Steady State. Am. J. Bot., 48: 908-918
5. BERNSTEIN L., 1963 – Osmotic adjustment of plants to saline media. II. Dynamic Phase. Am. J. Bot., 50: 360-370
6. BICKENBACH K.., 1932 - Zur Anatomie und Physiologie einiger Strand und Dünenpflanzen. Beitrage zum Halophytenproblem. Beitr. Biol. Pflanz., vol. 19: 334-370
7.BIEBL R., KINZEL H., 1965 - Blattbau und Salzhaushalt von *Laguncularia racemosa* (L.) Gaertn. f. und anderer Mangrove- bäume auf Puerto Rico. Österr. Bot. Zeit., 112: 56-93
8.BLACK R.F., 1958 – Effects on NaCl on the leaf succulence and area of *Atriplex hastata* L. Aust. J. Bot., 6: 306-321
9.BOYCE S.G., 1951 – Salt hypertrophy in succulent dune plants. Science, 114: 544- 545
10. BUCUR N., DOBRESCU C., TURCU GH., LIXANDRU GH., TEŞU C., 1960 – Contribuții la studiul halofiliei plantelor din păşuni şi fânețe de sărătură din Depresiunea Jijia-Bahlui (partea a II-a). Stud. şi Cerc. (Biol. şi Şt. Agricole) Acad. R.P.R., filiala Iaşi, 11(2): 333-347
11. CALDWELL M. M., 1974 - Physiology of desert halophytes. In *Ecology of halophytes* (ed. by Reimold R.J., Queen W.M.) Academic Press, Inc. New York, London: 355-378
12. CAMILLIERI J. C., RIBI G., 1983 – Leaf thickness of mangroves (*Rhizophora mangle*) growing in different salinities. Biotropica, 15: 139-141 (abstract).
13. CHAPMAN V.J. , 1942 – The new perspective in the halophytes. Quart. Rev. Biol., 17 (4): 291-311

14. CHERMEZON H., 1910 – Recherches anatomiques sur les plantes littorales. Ann. Sci. Nat., sér.6, Bot., 20 : 117-129, 270-274, 299-307
15. COOKE F. W., 1911 – Observations on *Salicornia australis*. Trans. Proc. New Zeal. Inst., 44: 349-362
16. CROSS B. D., 1909 – Observations on some New Zealand halophytes. Trans. Proc. New Zeal. Inst., 42: 545-574
17. FAHN A., 1963 – The fleshy cortex of articulated *Chenopodiaceae*. J. Indian Bot. Soc., 42 A: 39-45
18. FAHN A., 1988 – Secretory tissues in vascular plants. New. Phytol., 108: 229-257
19. FAHN A., ARZEE T., 1959 – Vascularization of articulated Chenopodiaceae and the nature of their fleshy cortex. Am. Journ. Bot., 46: 330-338
20. de FRAINE E., 1912 – The anatomy of the genus *Salicornia.* Linn. J. Bot., 41: 317-346
21. FLOWERS T. J.M, TROKE P.F., YEO A.R., 1977 – The mechanism of salt tolerance in halophytes. Ann. Rev. Plant. Physiol., 28: 89-121
22. FLOWERS T. J., HAJIBAGHERI M. A., CLIPSON N. J. W., 1986 – Halophytes. Quart. Rev. Biol., 61 (3): 313-337
23. GALE J., POLJAKOFF-MAYBER, 1970 – Interrelationships between growth and photosynthesis of salt bush (*Atriplex halimus* L.) grown in saline media. Aust. J. Biol. Sci, 23:937-945
24. GREENWAY H., 1968 – Growth stimulation by high sodium chloride concentrations in halophytes. Isr. J. Bot., 17: 169-178 (abstract)
25. GRIGORE M. N., TOMA C., 2006 - Ecological anatomy elements related to Asteraceae halophytes species. Stud. Com. Complexul Muzeal Şt. Nat. „Ion Borcea" Bacău, 21: 94-98
26. GRIGORE M. N., TOMA C., 2008 - Ecological anatomy of halophyte species from the *Chenopodiaceae* family. Advanced Topics on Mathematical Biology and Ecology (Proceedings of the 4th WSEAS International Conference on Mathematical Biology and Ecology – MABE '08, Acapulco, Mexico, January 25-27, 2008): 62- 67
27. HAJIBAGHERI M. A., HALL J. L., FLOWERS T. J., 1983 - The structure of the cuticle in relation to cuticular transpiration in leaves of the halophyte *Suaeda maritima* (L.) Dum. New Phytol., 94: 125-131
28. HALKET A.C., 1928 – The morphology of *Salicornia* – an abnormal plant. Ann. Bot. (London), 42: 523-530

29. HANDLEY J.F., JENNINGS D.H., 1977 – The effect of ions on growth and leaf succulence of *Atriplex hortensis* var. *cupreata.* Ann. Bot., 41: 1109-1112
30. HAYWARD H.E., LONG E.M., 1941 - Anatomical and physiological response of the tomato to varying concentrations of sodium chlorides, sodium sulphate and nutrient solution. Bot. Gaz., vol. 102, 1941, pp. 437-462
31. JAMES L., KYHOS D.W., 1961- The nature of fleshy shoot of *Allenrolfea* and allied genera. Am. J. Bot., 48: 101-108
32. JENNINGS D. H., 1968 - Halophytes, succulence and sodium in plants – a unified theory. New Phytol., 67: 899 – 911
33. JENNINGS D. H., 1976 – The effects of sodium chloride on higher plants. Biol. Rev., 51: 453-486
34. JOSHI G. V., KAREKAR M. D., GOWDA C. A., BHOSALE L., 1974 – Photosynthetic carbon metabolism and carboxylating enzymes in algae and mangrove under saline conditions. Photosynthetica, 8: 51-52
35. KELLER B., 1925 – Halophyten und xerophyten studien. J. Ecol., 13: 224-261
36. KESHAVARZI MARYAM, ZARE G., 2006 – Anatomical study of *Salicornieae* Dumort. (*Chenopodiaceae* Vent.) native to Iran. Int. J. Bot., 2 (3): 278- 285
37. LACERDA C. F. JÚNIOR J. O. A., FILHO L. C. A. L., de OLIVEIRA T. S., GUIMARÃES V. A., GOMES – FILHO E., PRISCO J. T., BEZERRA M., 2006 – Morpho – physiological responses of cowpea leaves to salt stress. Braz. J. Plant Physiol., 18 (4): 455- 465
38. LAGERWERFF J.V., EAGLE H.E., 1961 - Osmotic and specific effects of excess salt on beans. Plant. Physiol., 36: 472-477
39. LEISLE F.F., 1949 – K ekologhii i anatomii galofitov i kserofitov c reduțirovanii listiami (Ecologia şi anatomia unor halofite şi xerofite cu frunze reduse). Bot. Z. SSSR. , 34 (3): 253- 266
40. LESAGE P. M., 1890 – Recherches expérimentales sur les modifications des feuilles chez les plantes maritimes. Rév. Gén. Bot., 2: 55-65,106-121,163-173
41. LONGSTRETH D.J., NOBEL P.S., 1979 – Salinity effects on leaf anatomy: Consequences for photosynthesis. Plant. Physiol., 63: 700-703
42. MEIRI A., POLJAKOFF- MAYBER A., 1970 – Effect of various salinity regimes on growth, leaf expansion and transpiration rate of bean plants. Soil Sci., 104: 26-32

43. OSTERHOUT W. J. 1906 - On the importance of physiologically balanced solutions for plants. Bot. Gaz. ,42: 127-134 (abstract)
44. POLJAKOFF- MAYBER A., 1975 – Morphological and anatomical changes in plants as a response to salinity stress. In: *Plants in saline environments* (ed. by Poljakoff – Mayber A., Gale J.), Springer Verlag, New York: 97-117
45. PRODAN I., 1922 – Oecologia plantelor halofile din România (comparate cu cele din Ungaria şi Şesul Tisei din regatul SHS). Bul. Inf. Grăd. Bot. şi Muz. Bot. din Cluj, 2(3): 37-52, 69-84, 101-112
46. RAO G.C., BASHA S. K. M., RAO G. R., 1981 – Effect of sodium chloride salinity on amount and composition of epicuticular wax and cuticular transpiration rate in peanut *Arachis hypogaea.* Indian J. Exp. Biol., 19: 880-881
47. QIU D. – L., LIN P., GUO S. Z., 2007 – Effects of salinity on leaf characteristics and CO_2/H_2O exchange of *Kandelia candel* (L.) Druce seedlings. J. Forest Sci., 53 (1): 13-19
48. SAADEDDIN R., DODDEMA H, 1986 - Anatomy of the 'Extreme' halophyte *Arthrocnemum fruticosum* (L.) Moq. in relation to its physiology, Ann. Bot., 57: 531-544 (abstract)
49. SCHIMPER A.F.W., 1903 – Plant Geography upon a physiological basis. Clarendon Press, Oxford.
50. SCHRATZ E., 1934 – Beitrage zur Biologie der Halophyten. Jahrb. F. wiss. Bot., 80: 11
51. SCHULZE E.-D., BECK E., MÜLLER-HOHENSTEIN KLAUS, 2005 – *Plant Ecology*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg
52. SHENNAN R., MACROBBIE A.C., 1987 – Salt tolerance in *Aster tripolium.* I. The effect of salinity on growth. Plant, Cell, Environ., 10: 59-65
53. SMITH J. A. C. , POPP M., LÜTTGE U., CRAM W. J., DIAZ M., GRIFFITHS H., LEE H. S. J., MEDINA E., SCHÄFER C., STIMMEL K.-H., THONKE B., 1989 - Ecophysiology of xerophytic and halophytic vegetation of a coastal alluvial plain in northern Venezuela. VI. Water relations and gas exchange of mangroves. New Phytol. , 111: 293- 307
54. St OMER L., SCHLESINGER W.H., 1980a – Regulation of NaCl in *Jaumea carnosa (*Asteraceae*)*, a salt marsh species, and its effect on leaf succulence. Am. J. Bot., 67: 1445-1454 (abstract)
55. St OMER L., SCHLESINGER W.H., 1980b – Field and greenhouse investigations of the effect of increasing salt stress on the anatomy of *Jaumea carnosa*, a salt marsh species. Am. J. Bot., 67: 1455-1465 (abstract)

56. STACE C.A., 1966 – The use of epidermal characters in phylogenetic considerations. New Phytol. , 65: 304-318
57. STOCKER O., 1928 – Das Halophytenproblem. Ergeb. Biol.,3: 265- 353
58. STOCKER O., 1933 – Salzpflanzen. Handb. Naturwiss., 8: 699-712
59. STOREY R., WYN JONES R. G., 1979 – Response of *Atriplex spongiosa* and *Suaeda monoica* to salinity. Plant. Physiol., 63: 156-162
60. STROGONOV B. P., 1962 – *Fiziologhiceskie osnovy soleustocivosti rastenij (Physiological basis of salt tolerance of plants*). Akademia Nauk SSSR, Moskva
61. STROGONOV B. P., - *Physiological basis of salt tolerance of plants* (*as affected by various types of salinity*). Akad. Nauk. SSSR. Transalted from Russian, Israel Progr. Sci. Transl., Jerusalem
62. ŞERBĂNESCU I., 1965 – Asociațiile halofite din Câmpia Română. Com. Geol. Instit. Geol. St. Tehn. Şi econ., seria C, Pedologie, nr. 15, Bucureşti : 1-148
63. TOMA C., IVĂNESCU L., 2008 - *Ecologie vegetală. Adaptări morfologice, anatomice şi fiziologice,* Ed. Universității „Al. I. Cuza" din Iaşi
64. TULLIN V., 1954 – Response of sugar beet to common salt. Physiol. Plant., 7: 810-834
65. VOLKENS G., 1887 – Die Flora der aegyptisch-arabischen Wueste auf Grundlage anatomisch-physiologischer Forschungen. Gebrüder. Borntraeger, Berlin
66. WAISEL Y., 1972 – *Biology of halophytes*. Academic Press, New York, London
67. WALSH G. E., 1974 – Mangroves: a review. In *Ecology of halophytes*, (ed. by Reimold R.J., Queen W.M.) Academic Press, Inc. New York, London: 51-174
68. WALTER H., 1937 – Die Ökologishen Verhältnisse in der Namib Nebelwüste (Südwestafrika). Jahrb. f. wiss. Bot., 84: 58-219
69. WALTER H., STEINER M., 1936 – Die Őkologie der Ostafrikanischen Mangroven. Zeitschrift Bot., 30 : 65-193
70. WERNER A., STELZER R., 1990 – Physiological responses of the mangrove *Rhizophora mangle* grown in the absence and presence of NaCl. Plant, Cell, Environ., 13: 243-255
71. WILLIAMS M.C., 1960 – Effect of sodium and potassium salts on growth and oxalate content of *Halogeton.* Plant. Physiol., 35: 500-505

72. YEO A.R., FLOWERS T.J., 1980 – Salt tolerance in the halophyte *Suaeda maritima* L. Dum.: Evaluation of the effect of salinity upon growth. J. Exp. Bot., 31: 1171-1183 (abstract)

Fenomenul de policambie

Punerea în discuție a acestui fenomen într-o lucrare de halofitologie este cel puțin tangențială cu problema abordată, halofitele. Înainte de toate, noi o tratăm ca pe o realitate întâlnită la multe specii de plante de sărătură pe care le-am investigat, sau pe care le-au investigat alți autori. Mai mult, încercăm acum, ca şi cu altă ocazie (Grigore şi Toma, 2007), să atribuim o semnificație ecologică, adaptativă acestui fenomen, care, trebuie menționat, se întâlneşte larg şi la specii nehalofile.

Este un fenomen cunoscut în primul rând datorită inelelor succesive, concentrice de la *Beta vulgaris*. Apare însă şi în rădăcinile şi tulpinile altor genuri, cum ar fi: *Amaranthus, Atriplex, Bougainvillea, Chenopodium, Cycas, Mirabilis, Phytolacca, Welwitschia, Petrosimonia, Halimione, Camphorosma, Suaeda, Salicornia*, toți reprezentanții din familia *Chenopodiaceae* cuprinzând specii de halofite dintre cele mai reprezentative pentru grupul ecologic pe care îl studiem.

Fenomenul policambiei (cunoscut şi ca fenomenul cambiilor supranumerare, al cambiilor succesive sau adiționale) este considerat de unii autori (Hérail, 1885; Metcalfe şi Chalk, 1972; Şerbănescu-Jitariu şi Toma, 1980; Fahn şi Zimmermann, 1982) o anomalie de structură. Acesta constă, pe scurt, în următoarea succesiune de evenimente histologice: structura generală tipică este generată de un cambiu „normal”, care produce în general puține vase de lemn şi de liber secundar. Ulterior, pe seama periciclului ia naştere un cambiu adițional (supranumerar), care va da un inel de parenchim fundamental, în care sunt dispuse pe un cerc fasciculele libero-lemnoase, cu liberul spre exterior şi lemnul spre interior. Fiecare cambiu „anormal” (succesiv) ia naştere apoi din parenchimul liberian produs de cambiul anterior (Esau şi Cheadle, 1969; Kishore S. Rajput şi Karumachi S. Rao, 1999).

Cu toate acestea, nu există un model uniform care să guverneze formarea cambiilor succesive. Primul cambiu supranumerar poate lua naştere în zona parenchimului liberian primar, între periciclu şi liberul secundar (Hayward, 1967). Formarea inelelor, activarea formării cambiilor secundare succesive reprezintă un proces progresiv, centrifug. În plus, autorul sus-menționat sugerează faptul că modul în care sunt distribuite elementele vasculare trădează faptul că aceste cambii secundare nu apar ca inele complete, ci constau din sectoare discrete, derivate din periciclu.

Este evident faptul că acest producțiile cambiilor supranumerare apar sub forma unor benzi sau fâşii de liber şi lemn secundar (creşteri, „sporiri

„vasculare), care sunt împlântate într-un „fundal” (țesut fundamental) de țesut parenchimatic sau care conține fibre.

Trebuie spus că, din ceea ce cunoaştem, literatura anatomică românească s-a limitat la punerea în evidență a acestui fenomen şi la caracterizarea lui, de cele mai multe ori, mai degrabă într-o manieră didactică, schematică, generalizată. În realitate, problema este mult mai complicată şi complexă, de vreme ce şi literatura străină foloseşte de multe ori termeni diferiți, noi, şi dificil de echivalat şi adoptat în anatomia vegetală, să-i spunem, de limba română. De exemplu, se foloseşte termenul de țesut conjunctiv („conjunctive tissue”) pentru a desemna acest țesut fundamental, parenchimatic sau nu, în care sunt vizibile producțiile cambiilor succesive. Este un termen folosit la început de Schenck (1893) şi Pfeiffer (1926); acesta din urmă îl foloseşte exact pentru a-l aplica genurilor la care apare acest fenomen, conform părerii generale despre acesta. Alți autori, însă, se referă la acest fenomen, folosind termeni ca „structură secundară anormală”, sau „floem inclus”, deşi liberul secundar nu este inclus în totalitate în lemn, aşa cum arătau Stevenson şi Popham (1973).

Carlquist (2007) face o bună trecere în revistă a fenomenului de policambie, punând în discuție, printre altele, şi problemele ridicate de înțelegerea adecvată a acestui fenomen.

O primă problemă este legată de folosirea unei anumite terminologii, determinată de menținerea unor termeni vagi, ce au putut fi perpetuați de cei implicați în identificarea lemnului (xilotomişti), şi care ar fi căutat, aşadar, termeni mai simpli. N-ar fi exclus ca dorința de a folosi termeni precum „floem inclus” să reprezinte tocmai dorința de a considera acest țesut de „fundal” (țesutul conjunctiv) ca fiind „lemn”; deşi adesea lemnos ca structură, acesta nu trebuie considerat lemn, în sens restrâns. Majoritatea specialiştilor care au studiat genuri ce prezintă policambie, folosesc termenul de țesut conjunctiv pentru a desemna țesutul fundamental, fibros sau parenchimatic, în care sunt împlântate aceste producții vasculare („vascular increments”).

În al doilea rând, deşi autorii au descris histologia speciilor cu destulă precizie, înțelegerea ontogeniei cambiilor supranumerare este încă departe de a fi înțeleasă. Asta şi dintr-un motiv, să-i spunem, mai degrabă tehnic: țesuturile moi şi dure din rădăcinile şi tulpinile speciilor afectate de policambie sunt de fapt amestecate în topografia organelor, aşa că cele moi şi stadiile lor de dezvoltare sunt adesea distruse la secționare şi devin, practic, neinterpretabile.

O a treia cauză a interpretărilor greşite este legată de faptul că xilotomiştii care au evidenţiat acest fenomen au studiat de multe ori un singur gen, uneori chiar o singură specie. Deşi acceptăm, în general, un plan unic care să explice manifestarea acestui fenomen în diferite cazuri, exprimarea acestuia în cazul unor specii „extreme” (*Stayneria, Gnetum africanum, Mendonica*) poate genera probleme de interpretare.

Acest fenomen este întâlnit la 34 familii de dicotiledonate (Carlquist, 2001) (cf. Carlquist, 2007), în cadrul cărora speciile din ordinul *Caryophyllales* ocupă primul loc; însă apare şi la *Welwitschia,* specii de *Gnetum* (Carlquist, 1996), sau la genuri ca: *Cycas* (Terrazas, 1991), *Encephalartos, Macrozamia* (Greguss, 1968) (cf. Carlquist, 2007). Cu toate acestea, numărul speciilor care manifestă acest fenomen este doar o mică parte din numărul total de specii, dar ridică totuşi următoarea întrebare: de ce a fost nevoie ca acest „pattern” structural să evolueze repetat şi, mai ales, care este valoarea lui adaptativă?

În fine, mai merită menţionat în această introducere că fenomenul cambiilor succesive trebuie separat de o altă „anomalie” structurală, şi anume de fenomenul „floemului interxilemic format dintr-un cambiu singular”. Acesta apare la *Combretaceae* (van Vliet, 1979), *Onagraceae* (Carlquist, 1975), *Strychnos* şi alte genuri din familia *Loganiaceae* (Cockrell, 1941). În acest caz, insulele sau benzile de floem interxilemic format din cambiul unic nu formează perechi corespondente cu benzile (fâşiile) de vase sau grupe de vase xilemice; vasele sunt localizate în lemnul secundar. În cazul policambiei, insulele sau benzile de floem secundar apar la exteriorul celor de lemn secundar, fiind deci corespunzătoare. Aceste benzi (insule), considerate drept producţii (adăugiri) vasculare, sunt separate unele de altele de ţesut „conjunctiv”. Atâta vreme cât acest ţesut „conjunctiv” nu este lemn secundar, termenul de „interxilemic” nu poate fi folosit cu referire la plantele afectate de policambie.

Carlquist (2007), discutând despre ontogenia şi consecinţele activităţii cambiilor succesive, oferă un plan general ipotetic, schematic de funcţionare a cambiilor succesive. Aducem cu acest prilej în discuţie o realitate care credem că a fost omisă sau tratată superficial de ceea ce ştim că s-a publicat în literatura românească. Este vorba de iniţiatorul întregii succesiuni de evenimente histologice care duc în final la exprimarea policambiei. Autorul sus menţionat promovează ideea existenţei unui **cambiu iniţiator** (inductor) („master cambium”, în original), care produce la exterior scoarţă secundară, raze, ţesut „conjunctiv”, **cambiu vascular** (subl. n.), iar la interior liber şi lemn secundar. În fiecare nou produs

vascular („vascular increments”), liberul şi lemnul secundar sunt formate de cambiul vascular. Cambiul vascular funcționează nelimitat, aşa încât cambiul inițiator şi un şir de cambii vasculare (fiecare din complexul vascular nou format) funcționează nelimitat. Cambiul inițiator, fie rămâne activ atâta timp cât organul axial are o creştere activă (deşi poate deveni inactiv după ce s-a inițiat formarea fiecărui complex vascular cu țesutul „conjunctiv” aferent, corespunzător), fie, caz mai puțin obişnuit, poate fi reînnoit din scoarța secundară. La anumiți taxoni, cum ar fi *Gnetum africanum,* sau la anumite liane tropicale (*Bauhinia,* din familia *Menispermaceae*), cambiul inițiator este absent; cambiul vascular nou apare din una sau din două diviziuni în parenchimul cortical, urmat de o extindere tangențială rapidă a cambiului vascular. De fapt, termenul de „master cambium” este preferat în locul celui de „lateral meristem”.

După cum se ştie, primul cambiu vascular la speciile cu policambie produce lemn şi liber secundar în acelaşi mod în care produce şi cambiul vascular la plantele care au un singur cambiu vascular, ce asigură structura secundară a rădăcinilor şi tulpinilor. Aşa cum putem observa din schema din figura 29a (A), cambiul inițiator ia naştere, în urma unor diviziuni pericline, din celulele corticale în cazul tulpinii, sau din periciclu în cazul rădăcinii. Din aceste diviziuni rezultă o bandă ce are o circumferință nelimitată sau un cilindru în jurul axei organului. La tulpini, parenchimul dintre liberul secundar al primului cilindru de țesuturi vasculare şi cambiul inițiator este parenchimul din scoarța primară. După cum afirmam deja, țesutul „conjunctiv” (haşurat cu negru) se formează din cambiul inițiator; acesta nu ia naştere din primul cilindru adiacent de țesuturi vasculare, ci se formează la interiorul fiecărui complex (adăugiri) vascular corespunzător (înțelegem prin complex vascular, liberul şi lemnul secundar, rezultate din activitatea fiecărui cambiu supranumerar - „vascular increments”). Țesutul „conjunctiv” se deosebeşte de parenchimul cortical prin faptul că celulele sale sunt dispuse în şiruri radiare, iar celulele corticale sunt mai mari în diametru. Trebuie reținut faptul că, după naşterea cambiului inițiator, fiecare cambiu vascular continuă să formeze liber şi lemn secundar, în cadrul complexului vascular pe care îl „guvernează”. Deci, liberul şi lemnul secundar continuă să se adauge cilindrului vascular originar; coexistă, deci, un cambiu inițiator şi un număr, practic nedefinit, de cambii vasculare.

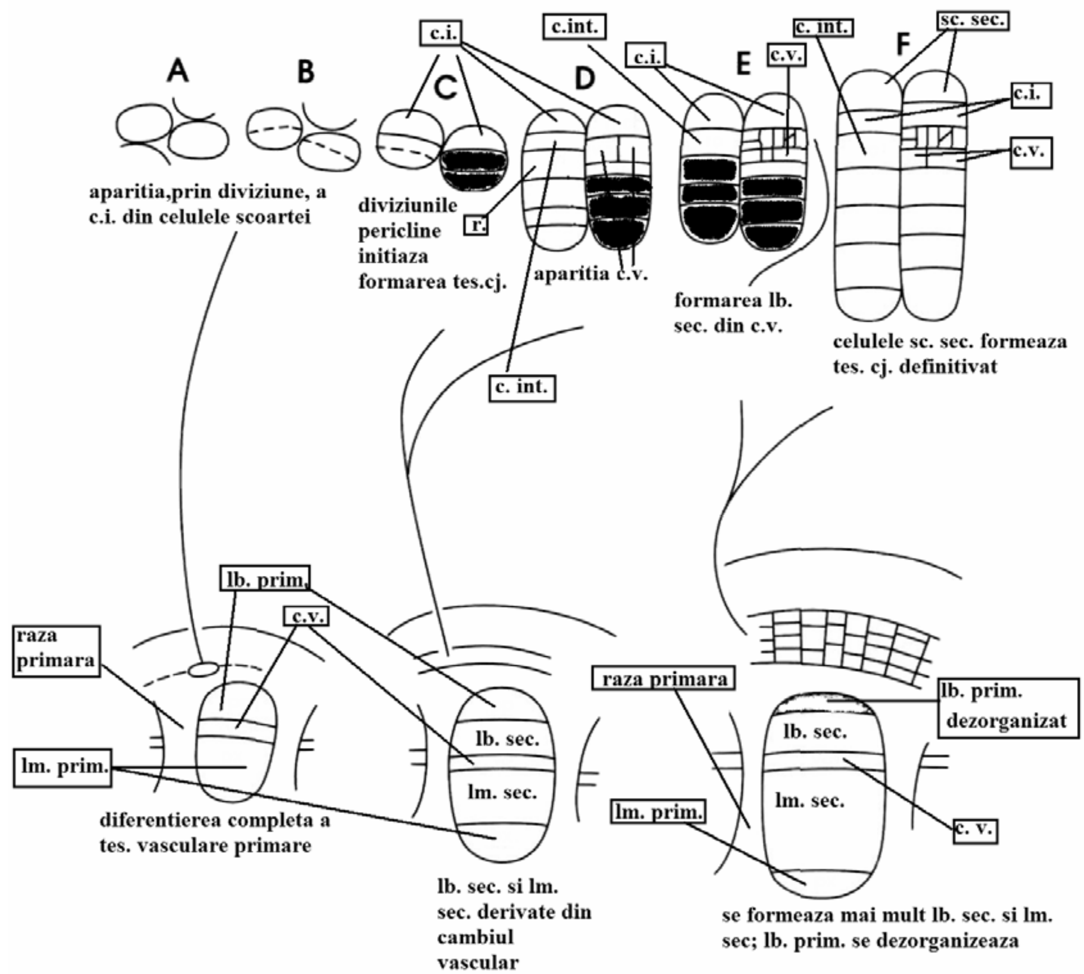


Fig. 29a. Originea cambiului inițiator şi stadiile ulterioare ale producerii celorlalte tipuri de celule. (c.i. - cambiu inițiator; c.int. - cambiu intrafascicular; c.v. - cambiu vascular; lm. prim. - lemn primar; lm. sec. - lemn secundar; lb. prim. - liber primar; lb. sec. - liber secundar; r. - rază; sc. sec. - scoarță secundară; cu negru haşurat am figurat țesutul „conjunctiv”- țes. cj.) (preluare şi adaptare după Carlquist, 2007) (schemă general-ipotetică)

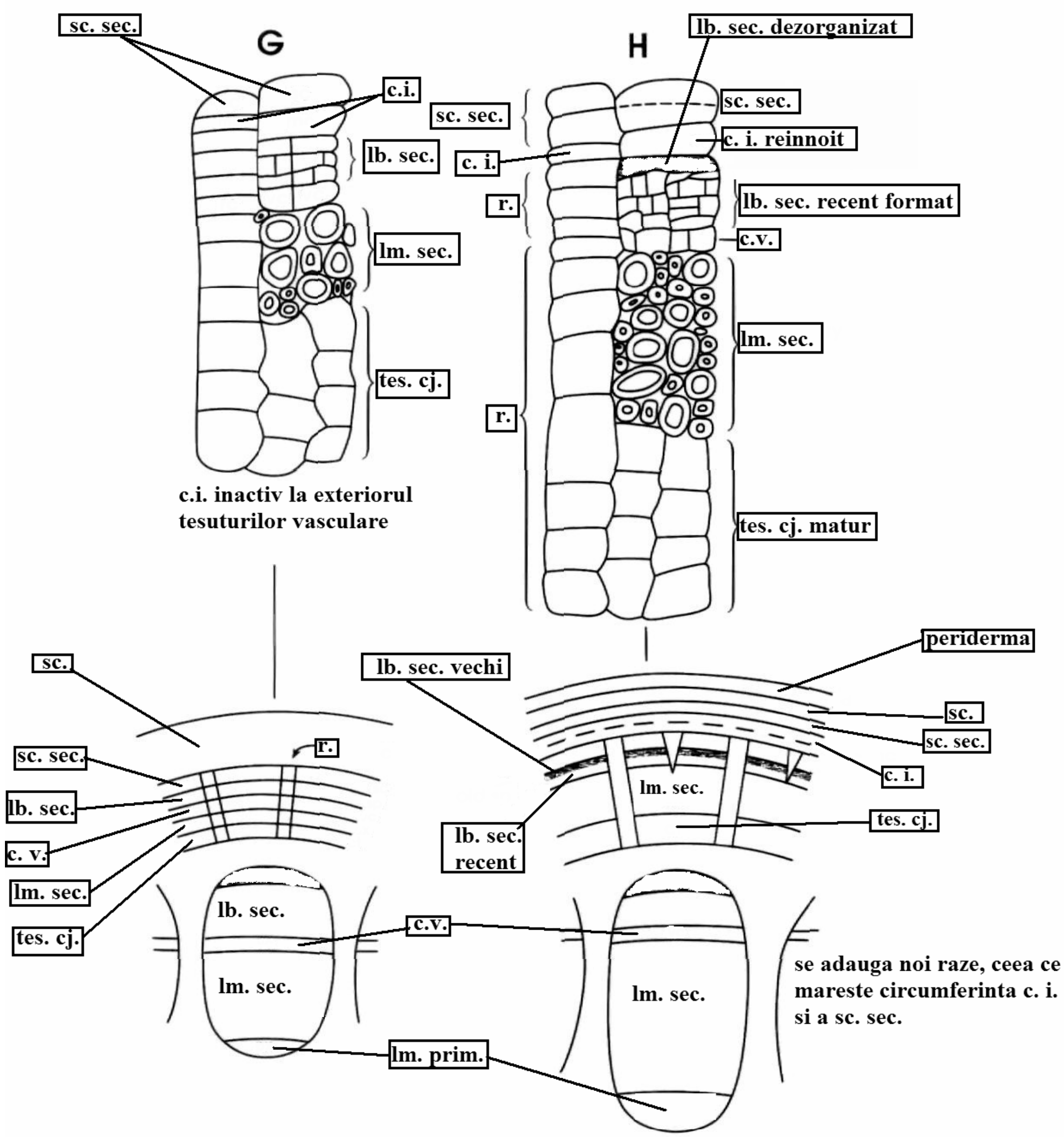


Fig. 29b. Originea cambiului inițiator şi stadiile ulterioare ale producerii celorlalte tipuri de celule (continuare)

Nu există însă un punct de vedere unanim exprimat asupra acestui concept, de cambiu inițiator. Adesea, aşa cum arăta şi Carlquist (2007), există un limbaj heterogen, ce conține termeni ce ar putea fi corelați cu cel de „master cambium”. Astfel, „cambiu anormal”, „mersitem lateral”, „meristem al structurii primare”, „al doilea cambiu”, „cambiu supranumerar” sunt câteva din exemplele de termeni folosiți pentru a caracteriza acest fenomen. Esau şi Cheadle (1969) folosesc termenii de „old cambium” şi „new cambium” la *Bougainvillea*; există încă în acest caz o oarecare inconsecvență, deoarece uneori se vorbeşte despre cambiul vascular, ce produce liber la exterior şi lemn la interior, iar într-un stadiu mai avansat se vorbeşte despre faptul că fiecare din cambii produce lemn şi „țesut conjunctiv” la interior şi liber şi țesut „conjunctiv”, la exterior.

Expresia „cambiu inițiator”, deşi folosită cu prudență de Carlquist (2007), este considerată de acelaşi autor ca fiind cea mai potrivită pentru a explica formarea țesutului „conjunctiv” şi a cambiului vascular la interior, situație observată la mulți taxoni din ordinul *Caryophyllales,* dar şi în multe alte situații.

În ceea ce ne priveşte, considerăm deosebit de atrăgătoare şi interesantă introducerea acestui termen, de „cambiu inițiator”, ce corespunde unei realități histologice. Din literatura pe care am putut să o parcurgem până acum, putem afirma că autorul Carlquist (2007) este primul care deosebeşte două tipuri de cambii (cambiu inițiator şi cambiu vascular) şi, în consecință, două tipuri de activități diferite, specifice, fiecare cu rezultate bine precizate. Majoritatea autorilor au creat cadrul problemei bazându-se pe un singur tip de cambiu, chiar dacă, aşa cum am explicat mai sus, de multe ori erau ei înşişi tributari unor inconsecvențe terminologice sau exprimări imprecise, vagi. De altfel, am putut remarca faptul că, încă din 2004, Carlquist schițează această diferență, referindu-se atunci la „lateral meristem”, ceea ce va deveni mai târziu „master cambium” (pe care noi l-am tradus şi folosit pe parcursul acestui capitol drept cambiu inițiator). Studiind din punct de vedere anatomic rădăcinile şi tulpinile unor specii de *Nyctaginaceae*, autorul aduce contribuții inedite referitoare la creşterea în grosime a acestor reprezentanți. El afirmă că un meristem lateral produce scoarță secundară la exterior şi țesut „conjunctiv” (atât parenchimatic, cât şi fibros), raze veritabile (cu excepția genurilor *Bougainvillea* şi *Heimerliodendron*) şi o succesiune de cambii vasculare. Pe măsură ce fiecare cambiu vascular este format, meristemul lateral de la exteriorul cambiului vascular tinde să devină inactiv, revenind la activitate cambiul

vascular de la faţa lui internă. Este vorba, aşadar, de cambiul care mai târziu va fi numit „master cambium”.

Discutăm mai în amănunt punctul de vedere al lui Carlquist, deoarece a oferit un plan general bine documentat şi expus destul de critic. Vom prezenta, însă, şi alte puncte de vedere, care nu aduc în prim plan două tipuri de cambii.

Trebuie spus că acest cambiu inițiator este mult mai uşor de deosebit atunci când se divide activ. Şirurile radiare de celule ale țesutului „conjunctiv” dintre cambiul inițiator şi complexul vascular precedent permit deosebirea clară a cambiului inițiator; acesta este, practic, unistratificat. La anumite specii, cambiul inițiator nu încetează niciodată să funcționeze; la multe specii, cambiul inițiator funcționează, în aparență, o perioadă îndelungată de timp. Poate să devină inactiv, însă poate să-şi recapete activitatea; la multe specii, el nu-şi schimbă poziția.

Cât priveşte cambiul vascular, acesta ia naştere din cambiul inițiator care, pe parcursul procesului, îşi poate menține identitatea (Fig. 29a - D). În acest caz, modul de formare a cambiului vascular nu este diferit de cel caracteristic majorității plantelor vasculare: sunt produse celule atât la interior, cât şi la exterior, iar acestea se transformă în celule mature, identificabile.

Cambiul inițiator a produs celule inițiale ale țesutului „conjunctiv” înainte de formarea tuburilor ciuruite. În formarea cambiului vascular sunt implicate diviziuni anticline (Fig. 30).

Celulele cambiului inițiator, formate prin diviziuni pericline în celulele de parenchim cortical, tind să aibă pereți tangențiali groşi, la fel ca şi cei ai celulelor corticale din care s-au inițiat. Celulele de liber şi de lemn tind să fie mai înguste decât celulele de parenchim. Este necesară intervenția diviziunilor pericline ale cambiului vascular pentru a produce liber şi lemn. De fapt, numărul şirurilor de celule cambiale vasculare şi ale producțiilor derivate din acestea este mai mare decât numărul celulelor cambiale inițiatoare şi a derivatelor acestora.

De exemplu, la *Stegnosperma* (familia *Stegnospermaceae*) (Fig. 31), raportul dintre celulele cambiale vasculare şi cele cambiale inițiatoare pe unitate de suprafață este de circa 18:11, iar la *Heimerliodendron,* de aproximativ 17:11.

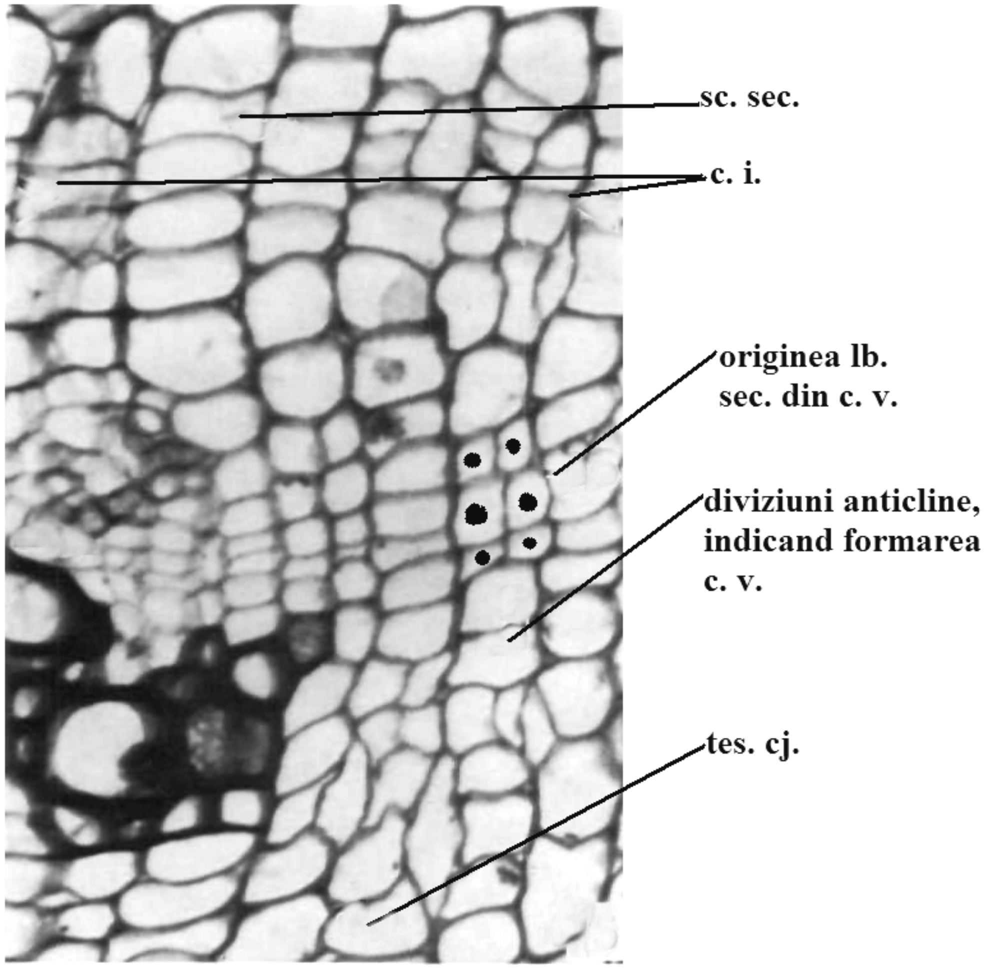


Fig. 30. Secțiune transversală prin tulpina de *Heimerliodendron brunoniaum*: cambiul inițiator (c.i) şi rezultatele activității sale; formarea unei benzi floemice şi diviziuni ce atestă formarea cambiului vascular (c.v) - celulele cu un punctuleț negru în interior; (țes. cj. – țesut conjunctiv; sc. sec. – scoarță secundară; lb. sec. – liber secundar) (după Carlquist, 2007)

Credem că acest aspect este important, deoarece reprezintă un element suplimentar pentru deosebirea celor două tipuri de cambiu, vascular şi inițiator. Din cauza faptului că majoritatea autorilor au luat în

considerare un singur tip de cambiu, în literatură nu s-a menționat nimic despre procesul de transformare a derivatelor cambiului inițiator în inițialele cambiale (vasculare).

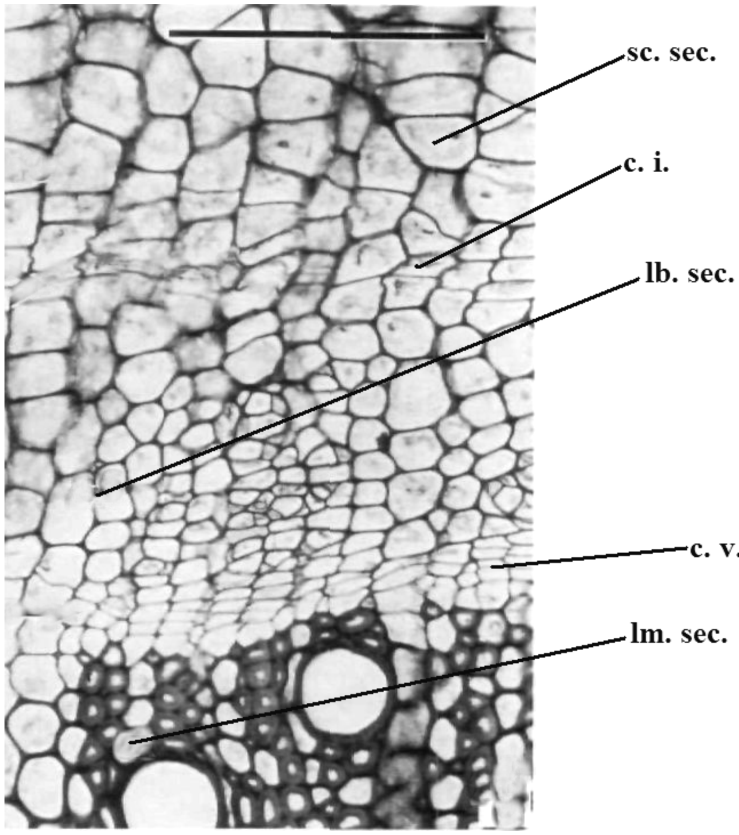


Fig. 31. Secțiune transversală prin tulpina de *Stegnosperma halimifolium* (c.v. – cambiu vascular; c.i. – cambiu inițiator; lm. sec. – lemn secundar; lb. sec. – liber secundar; sc. sec. – scoarță secundară) (după Carlquist, 2007)

De reținut, în toată această succesiune complexă şi subtilă de evenimente cito-histologice, este şi faptul că atunci când se formează cambiul vascular, inițialele cambiale fusiforme sunt mai lungi şi mai numeroase decât celulele cambiului inițiator, celulele țesutului „conjunctiv" sau celulele scoarței secundare. Acestea sunt considerate de Carlquist (2007) drept o corelație evidentă cu faptul că țesutul „conjunctiv" şi scoarța secundară nu sunt produse de cambiul vascular.

Scoarța secundară, după cum am mai spus, ia naştere din cambiul inițiator. De regulă, aceasta este uni- sau bistratificată. În anumite cazuri, unii autori au considerat această scoarță drept țesut „conjunctiv” (Esau şi Cheadle, 1969). Reamintim că, în accepțiunea cea mai largă, termenul de țesut „conjunctiv” este rezervat țesutului („de fundal”) care leagă un complex vascular („vascular increment”) de următorul.

Cât priveşte modul de formare a cambiilor vasculare şi inițiatoare, trebuie spus că la unele liane tropicale (*Bauhinia*), cambiile vasculare se formează frecvent, fapt sesizat prin apariția benzilor vasculare, izolate în țesutul „conjunctiv”. Alte specii reînnoiesc neregulat cambiul inițiator, adesea o singură dată în viața organului axial. În această direcție se pot aduce anumite argumente:

1. *Beta* produce numeroase complexe vasculare („inele”) într-un singur sezon, fiecare complex având propriul său cambiu vascular. Asta pare să fie compatibil cu ideea că există un singur cambiu inițiator, care produce o cantitate mică de scoarță secundară. În caz contrar, ar trebui să considerăm că numeroasele complexe vasculare sunt produse de două sau mai multe cambii inițiatoare formate; acest fapt ar trebui considerat însă o modalitate „costisitoare” de a dobândi structurile derivate;
2. secțiunile transversale realizate la multe specii de *Chenopodiaceae* arată serii radiare intacte de segmente din cambii vasculare, raze etc; dacă acest cambiu inițiator ar fi reînnoit continuu, ar trebui ca pe aceste secțiuni transversale să apară întreruperi, discontinuități, ruperi;
3. multe specii din ordinul *Caryophyllalles* au un cilindru distinct de fibre corticale, ce delimitează scoarța externă de cea internă. Dacă noul cambiu inițiator ar fi produs în mod continuu la exterior, ar fi de aşteptat ca unele din aceste fibre să fie încorporate în țesuturile secundare ale tulpinii sau rădăcinii, ceea ce nu a fost observat; cambiul inițiator poate fi prezent în stratul de celule de la fața internă a unor asemenea fibre (Fig. 32).

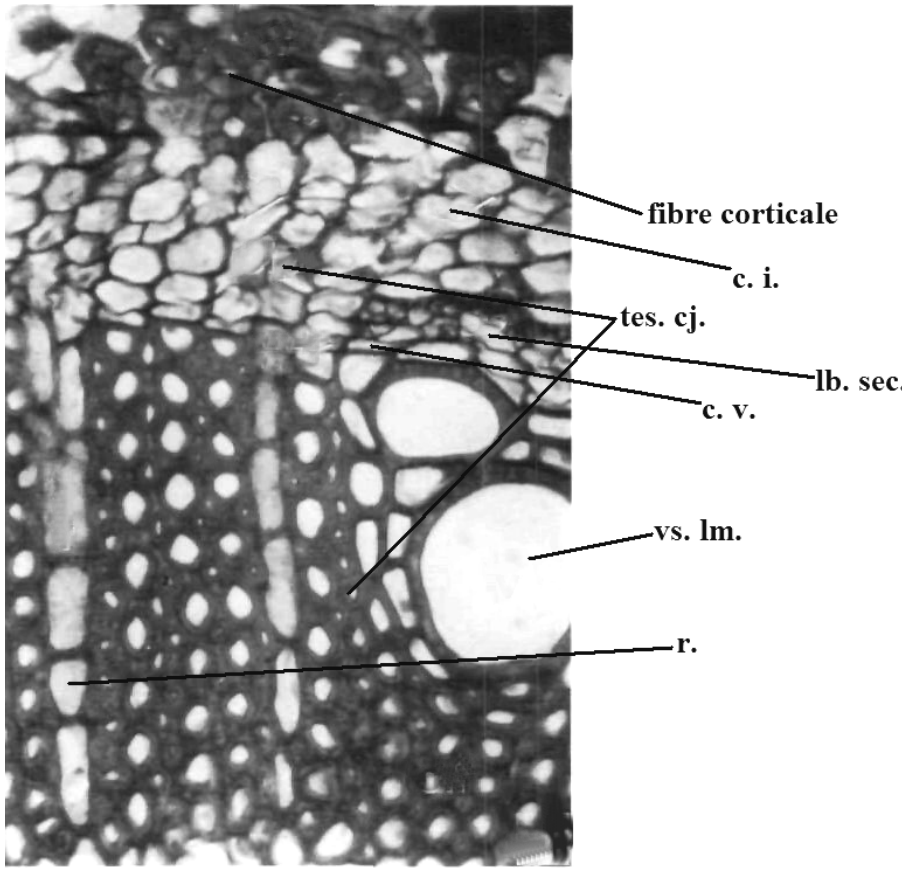


Fig. 32. Secțiune transversală prin tulpina de *Pisonia rotundata*: poziționarea c. i. la fața internă a benzii de fibre corticale (c. i. – cambiu inițiator;c.v. – cambiu vascular; lb. sec. – liber secundar; țes. cj. – țesut conjunctiv; vs. lm. – vas lemnos; r - rază) (după Carlquist, 2007)

4. deşi există multe diferențe în ceea ce priveşte schemele cambiilor supranumerare, atât la speciile din ordinul în rândul *Caryophyllales*, cât şi între acest ordin şi altele, nu există abateri semnificative de la planul de bază, cu toate că la unele specii (*Gnetum africanum* şi unele liane tropicale) cambiul inițiator lipseşte;
5. reînnoirile repetate ale cambiului inițiator ar ridica probleme în formarea interconexiunilor dintre

complexele vasculare; asemenea interconexiuni se întâlnesc însă (Kirchoff şi Fahn, 1984).

Cum am mai menționat, țesutul „conjunctiv” de la *Beta* este parenchimatic. Faptul că acest exemplu este cel mai „popular”, i-a determinat pe unii autori să considere acest țesut ca fiind de natură parenchimatică. Realitatea ne arată însă că acestui parenchim i se pot adăuga fibre, sclereide, idioblaste. Fireşte că proporția acestora este variabilă de la specie la specie.

Mai amintim că din activitatea cambiului vascular rezultă liber secundar la exterior şi lemn secundar, la interior. La speciile afectate de policambie, liberul secundar se diferențiază înaintea lemnului secundar, în oricare din complexele vasculare (Artschwager, 1926; Esau şi Cheadle, 1969); liberul poate conține fibre, sau poate fi format în principal din celule de parenchim, ca în rădăcinile speciilor de *Beta* (Artschwager, 1926) sau de *Mirabilis* (Mikesell şi Popham, 1976).

Hayward (1967), tratând structura organelor la *Beta vulgaris*, se referă la o structură secundară legată de activitatea acestor cambii supranumerare. El era de părere că punctul de origine al acestor cambii variază cu nivelul axei considerate. Astfel, la nivelul rădăcinii şi în partea inferioară a hipocotilului, primul cambiu supranumerar ia naştere în zona parenchimului liberian primar, între periciclu şi liberul secundar (Fig. 33).
În partea superioară a hipocotilului ce apare din periciclu; în regiunea intermediară, fie din periciclu, fie din parenchimul liberian.

Iată cum explică Hayward formarea cambiilor adiționale (supranumerare): când cambiul inițial suferă prima diviziune, celula externă a celor două celule-fiice devine celula-inițială a unui nou cambiu supranumerar, în vreme ce celula-fiică internă se divide mai departe şi produce xilem, floem şi raze medulare. Acest proces se repetă până ce se formează toate cambiile supranumerare.

Este oferită şi o explicație alternativă a mecanismului ce produce aşa-numita structură secundară, explicație ce se referă la originea cambiilor secundare ca rezultat al activității continue a periciclului. Devreme în ontogeneză, acesta devine o zonă pluristratificată activă (în diviziune), care ține pasul cu lărgirea axei.

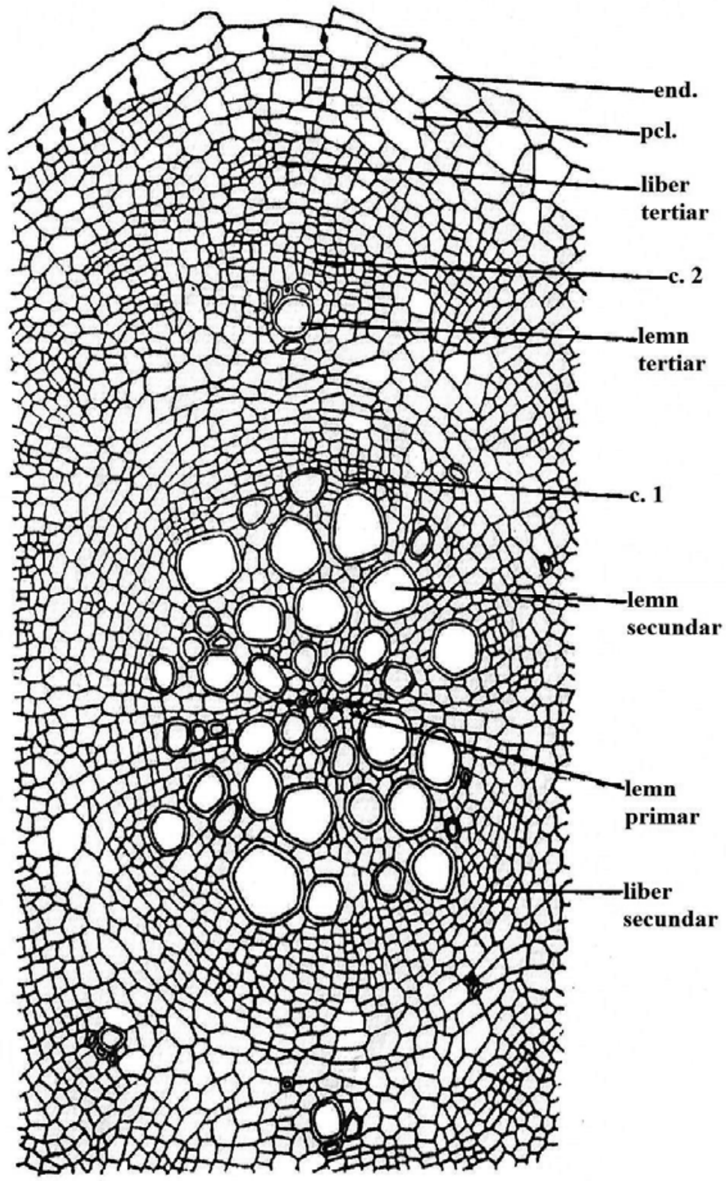


Fig. 33. Secțiune transversală prin cilindrul central al rădăcinii de *B. vulgaris*, evidențiindu-se structurile primară şi secundară, precum şi inițierea celei „terțiare”; c.1.- primul cambiu; c. 2 – al doilea cambiu; end. – endodermă; pcl. - periciclu (după Hayward, 1967)

Pare plauzibil ca aceste cambii secundare să apară într-o succesiune foarte rapidă în parenchimul periciclic. În acest interval, aceste cambii deja formate funcționează activ, producând țesuturi ale inelelor lor respective, până ce țesutul periciclic nu mai prezintă diviziuni anticline şi pericline. În această situație, periciclul se perpetuează în zona externă a axei şi produce felogen, ce formează la rândul lui suber. Indiferent de ipoteza avansată în ceea ce priveşte originea acestor cambii succesive, există o concordanță în ceea ce priveşte dezvoltarea corespondentă a țesuturilor derivate din acestea. În situația analizată de Hayward (1967) există 5-6 inele concentrice relativ largi, în afara fiecăruia putând fi câteva înguste; inelele interne nu sunt egale în lărgime (grosime); asta ar putea sugera că, în formarea inelului, activarea formării cambiilor succesive este progresivă, centrifugă şi că unele din acestea funcționează simultan. Datorită acestui mod de dezvoltare este posibil să se determine ontogenia fiecărui inel într-o direcție centripetală: cel mai extern, aşezat imediat lângă peridermă, este în întregime meristematic, constând din celule cambiale (derivate din periciclu), parenchim şi elemente vasculare nediferențiate. Primele care se diferențiază sunt tuburile ciuruite şi celulele anexe.

În cele mai multe cazuri, elementele lemnoase sunt aranjate în benzi radiare strâmte (înguste) şi sunt separate de raze parenchimatice. În general, formarea elementelor liberiene precede diferențierea celulelor lemnoase.
Modul în care elementele vasculare sunt distribuite indică faptul că aceste cambii supranumerare nu apar ca inele complete, ci ca sectoare discrete derivate din periciclu. Celulele parenchimatice dintre şirurile radiare de elemente vasculare sunt de origine periciclică şi ar trebui, conform acestui autor, să fie privite drept raze periciclice.

Structurile secundară şi terțiară, în cazul tulpinii de *Beta*, au conformația figurată în figura 34.

Cu această ocazie facem o scurtă paranteză. Deoarece s-a vorbit mult de intervenția periciclului în şirul de evenimente ce caracterizează fenomenul cambiilor succesive, trebuie să menționăm faptul că Hérail (1885) discută acest aspect în cadrul anomaliilor periciclului. Deci, relația strânsă între fenomen şi periciclu era stabilită cu mult timp înainte. Din nefericire, însă, limbajul folosit de Hérail, specific epocii, nu este foarte explicit, deoarece încă nu existau anumiți termeni, aşa cum îi cunoaştem şi îi folosim astăzi. De exemplu, nu se folosea cuvântul cambiu, deşi uneori se poate intui, din context, când este vorba despre acesta. Se recunoaşte, însă, similaritatea fenomenului de la *Chenopodiaceae* cu ceea ce se petrece în cazul familiei *Phytolaccaceae*. Se vorbeşte despre o fragmentare (diferen-

iere?) a periciclului, cu diferențierea *noului meristem* (subl. n.), care formează fascicule libero-lemnoase. Între acestea se află țesut „conjunctiv". Alteori se vorbeşte despre *zone generatoare*, echivalate cu *meristeme consecutive*, alteori cu *meristeme succesive*; în fine, este amintit şi un *meristem primitiv*, „care trece în afara liberului fasciculelor, datorită îngroşării periciclului; îngroşare care începe totdeauna pe o singură parte şi care trece în mersitemul interfascicular."

Fenomenul a fost observat la multe genuri aparținând familiei *Amaranthaceae: Achyranthes, Acnida, Aerva, Alternanthera, Amaranthus, Bosea, Celosia, Chamissoa, Deeringia, Froelichia, Gomphrena, Hermbstaedtia, Iresine, Pfaffia, Psilotrichum, Pupalia* (Metcalfe şi Chalk, 1972). Joshi (cf. Metcalfe şi Chalk, 1972) era de părere că acest gen de anomalie structurală, la *Amaranthaceae* şi *Chenopodiaceae*, poate fi prezent în rădăcină sau la baza tulpinii, atunci când lipseşte din restul acesteia. Țesutul „conjunctiv" este mai abundent în rădăcină decât în tulpină şi scade pe măsură ce ne îndepărtăm de rădăcină. De exemplu, la *Achyranthes*, în rădăcină, cambiile succesive formează arcuri largi sau inele complete, iar în tulpină activitatea lor se limitează la formarea unor arcuri mici. Joshi a tras concluzia că formarea succesiunii de cambii este un caracter ancestral la aceste familii, formele primitive având câteva zone de fascicule vasculare împlântate în țesutul parenchimatic fundamental, formate ca urmare a activității unui număr corespunzător de inele cambiale secundare. Evoluția ar fi condus fie la pierderea acestei anomalii din tulpină, fie şi din tulpină şi din rădăcină, sau la reducerea cambiilor succesive la segmente din ce în ce mai mici.

Investigațiile noastre proprii au evidențiat fenomenul de policambie la multe specii de halofite din familia *Chenopodiaceae*: *Atriplex prostrata, A. littoralis, A. tatarica, Halimione verrucifera, Petrosimonia triandra, P. oppositifolia, Suaeda maritima, Salicornia europaea, Camphorosma annua*.

Astfel, la *Atriplex prostrata,* investigată de noi (Grigore şi Toma, 2005) fenomenul afectează rădăcina pe toată lungimea ei. În treimea inferioară (Fig. 35 A), structura primară este mai adesea de tip diarh, iar în primul inel, produs de cambiul supranumerar, vasele au o dispoziție neregulată, sunt de diametru mare, iar pereții sunt moderat îngroşați şi lignificați; între vase, celulele de parenchim lemnos au pereții celulozici, iar libriformul este reprezentat prin fibre cu pereții moderat îngroşați şi lignificați.

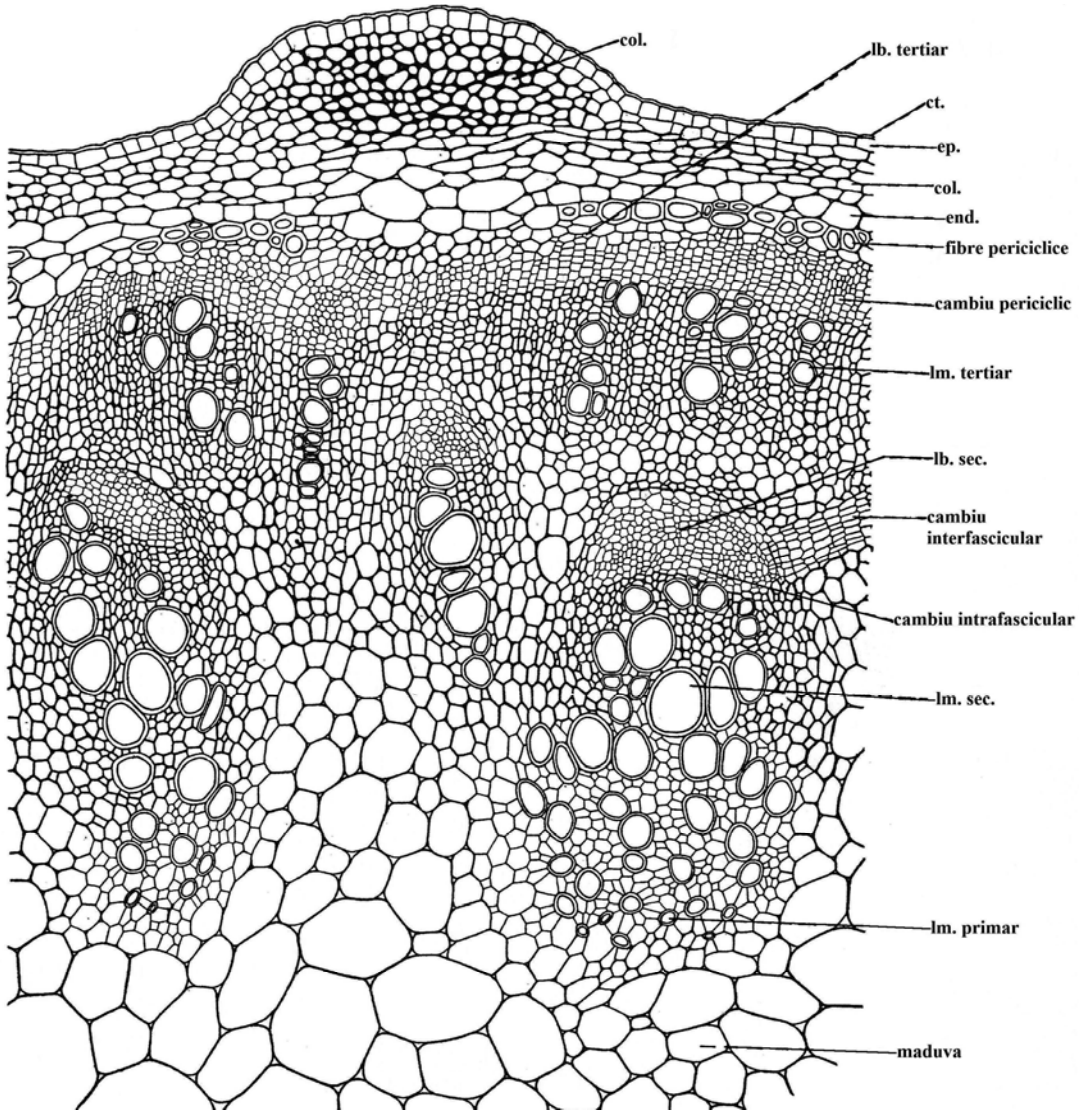


Fig. 34. Secțiune transversală prin tulpina de la *Beta vulgaris* (col. - colenchim; ct. - cuticulă; ep. - epidermă; end. - endodermă; lm. sec.- lemn secundar; lb. sec. – liber secundar) (după Hayward, 1967)

Treptat, se formează un al doilea cambiu supranumerar, care produce un inel relativ compact de lemn spre interior şi altul de liber spre exterior. În inelul de lemn predomină libriformul, celulele de parenchim fiind foarte rare, ca şi vasele, acestea din urmă fiind de diametru diferit şi dispersate neregulat. Inelul de liber cuprinde tuburi ciuruite, celule anexe şi celule de parenchim liberian.

În treimea mijlocie (Fig. 35, B) sunt vizibile patru inele de lemn şi tot atâtea inele de liber, structura generală prezentând o vizibilă asimetrie, pe una din fețele secțiunii fiind vizibile doar două inele de lemn şi tot atâtea de liber. Toate inelele de lemn sunt intens lignificate, în ele predominând libriformul, iar vasele sunt dispersate neregulat. Inelele de liber sunt în totalitate celulozice, cuprinzând zone de liber conducător (tuburi ciuruite şi celule anexe) separate de zone de parenchim liberian (Fig. 36). Pe alocuri, inelele de lemn sunt străpunse de raze parenchimatic- celulozice, iar în inelele de liber pătrund benzi subțiri de elemente cu pereți lignificați.

Spre baza rădăcinii (Fig 35, C) se observă 6-7 inele concentrice de lemn, în totalitate lignificat, separate de tot atâtea inele de liber, complet celulozice. Inelele de lemn şi cele de liber sunt mai sinuoase, de grosime diferită, pe alocuri fragmentate sau în contact unele cu altele. În porțiunea centrală predomină țesutul lemnos (Fig. 37), liberul formând mici insule înconjurate complet de elemente cu pereții îngroşați şi lignificați; o asemenea situație poate fi observată şi spre exteriorul rădăcinii, unde inelele de liber celulozic sunt fragmentate de benzi radiare de țesut lignificat .

Centrul organului este ocupat de un masiv lemnos compact, intens lignificat, având de o parte şi de alta, deci în dispoziție opusă, 2 fascicule de liber vizibil colenchimatizat.

Interesant este faptul că la tulpină, numai partea bazală este afectată de policambie (Fig. 38, 39), situație, după cum anticipasem deja, comună şi pentru alte specii care manifestă acest fenomen.

La *Atriplex littoralis* (Grigore şiToma, 2007), în treimea inferioară a rădăcinii, cilindrul central prezintă un număr de 3-4 inele de țesuturi conducătoare, rezultate din activitatea cambiilor supranumerare, fiecare din ele având la fața internă lemn, mult mai gros şi la fața externă liber, mult mai subțire.

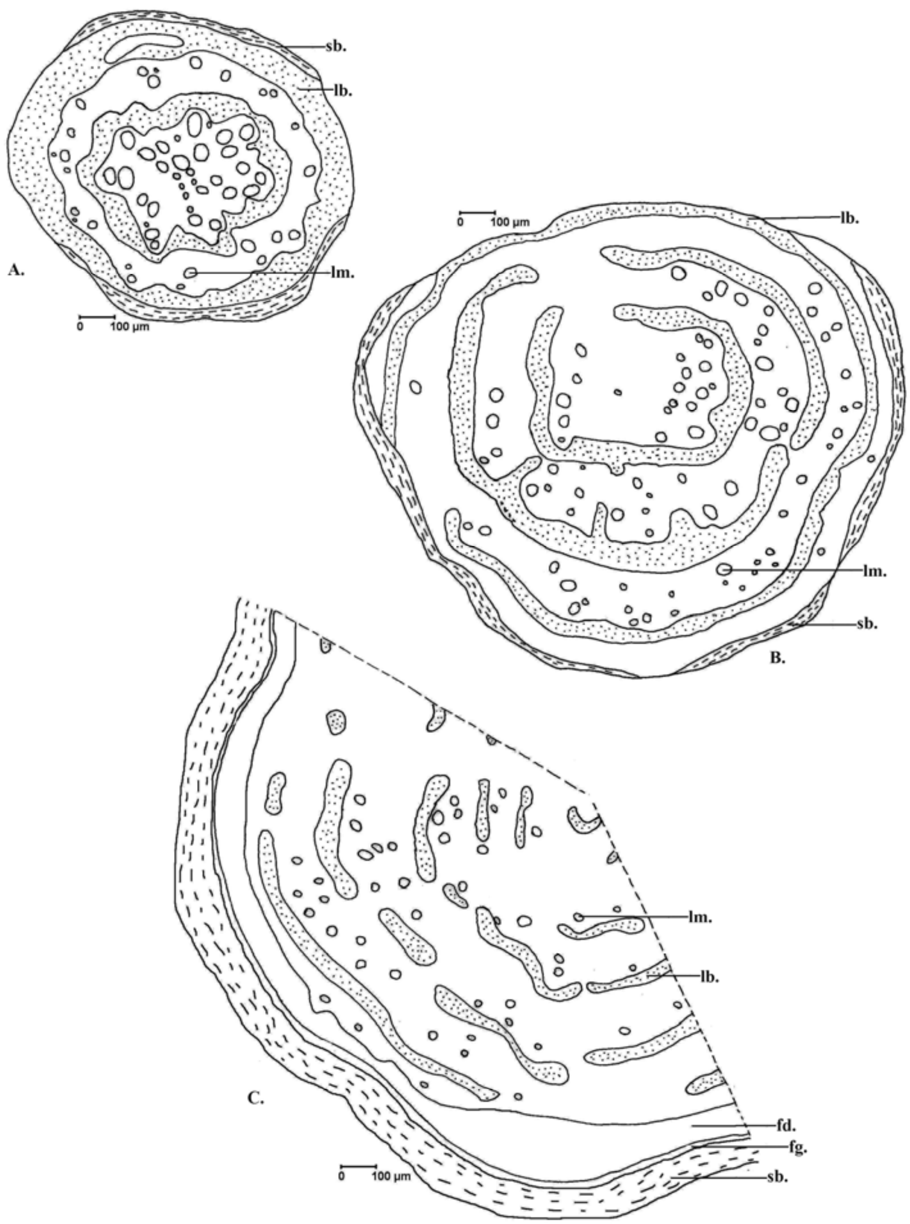


Fig. 35. Scheme ale secțiunilor transversale prin rădăcina de *A. prostrata*. A: treime inferioară; B: treime mijlocie; C. treime superioară (fg. - felogen; fd. - feloderm; lm. - lemn; lb. - liber; sb. - suber)

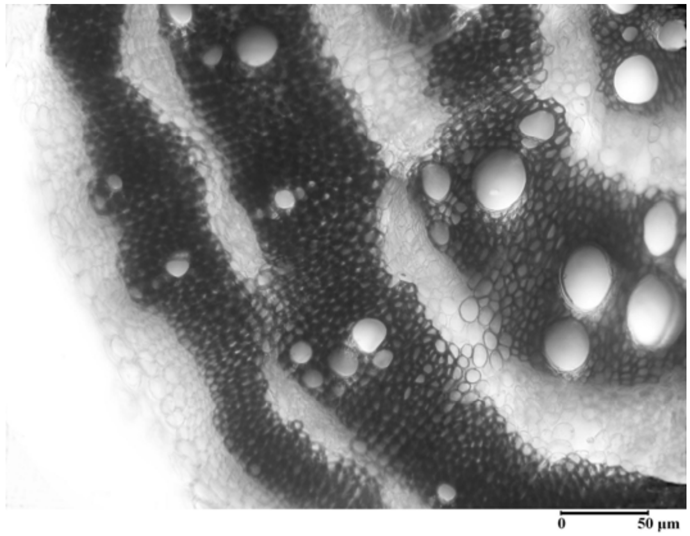


Fig. 36. Secțiune transversală prin rădăcină-treime mijlocie de *Atriplex prostrata* (original)

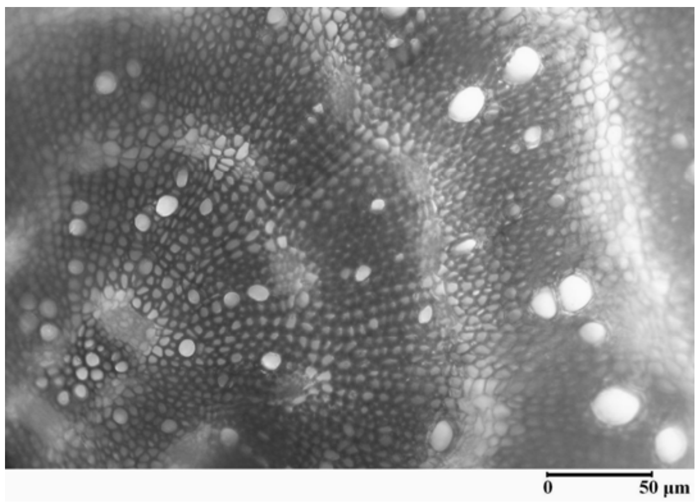


Fig. 37. Secțiune transversală prin rădăcină-treime bazală de *Atriplex prostrata* (original)

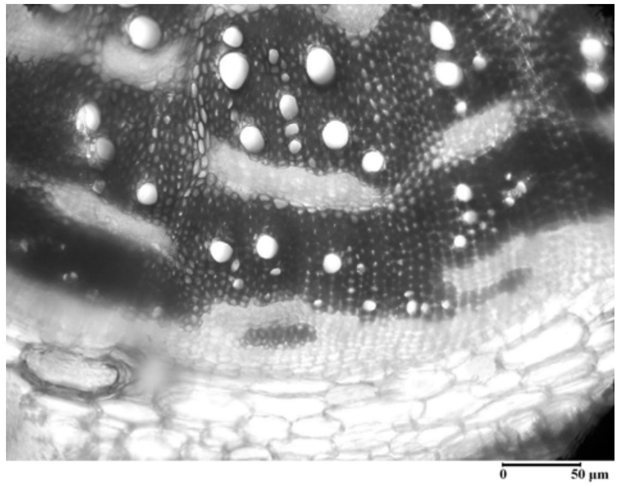


Fig. 38.

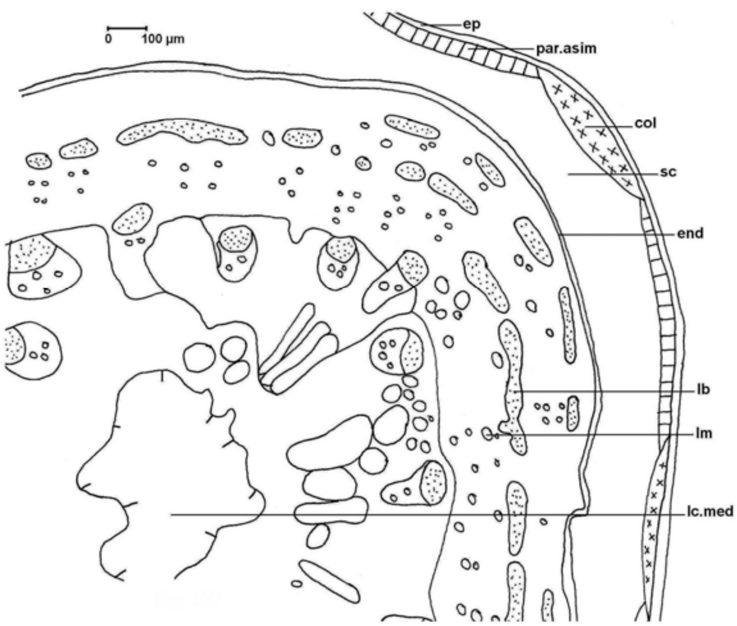


Fig. 39.

Fig. 38-39. Secțiuni transversale prin tulpina de *Atriplex prostrata*; Fig. 38 - detaliu; Fig. 39- schemă (ep. – epidermă; end. – endodermă; col. – colenchim; lc. med. – lacună medulară; lb. – liber; lm. – lemn; par. asim. – parenchim asimilator; sc. - scoarță) (original)

În fiecare inel, lemnul este în totalitate sclerificat şi lignificat, cu puține vase dispersate neregulat; fibrele lemnoase, care predomină în structura lemnului, au peretele puternic îngroşat şi moderat lignificat.

Liberul constă din tuburi ciuruite, celule anexe şi celule de parenchim liberian. Ultimul inel de țesuturi conducătoare este în curs de formare încă, fiind inegal ca grosime pe circumferința rădăcinii

În treimea mijlocie (Fig. 40), structura generală se menține aceeaşi, cu acelaşi număr de inele conducătoare concentrice. Vasele de lemn din zona axială au diametrul mai mic, dar cu pereții mai intens lignificați. Libriformul are fibre cu pereți extrem de puternic îngroşați, dar numai parțial lignificați.

Către treimea superioară (Fig. 41), rădăcina este mai groasă, în structura sa deosebind 5 (6) inele concentrice de țesuturi conducătoare, dar liberul nu mai formează inele continue, ci discontinue, sub formă de insule înconjurate complet de lemn; acesta din urmă este puternic sclerificat şi lignificat, în el predominând libriformul.

În treimea superioară a tulpinii, structura se menține normală, fapt subliniat şi de Metcalfe şi Chalk (1972), care semnalează faptul că fenomenul afectează speciile cu tulpină relativ groasă, dar uneori nu a fost observat în părțile superioare ale tulpinii şi nu s-a observat deloc la speciile cu tulpină subțire. La acest nivel, cilindrul central cuprinde un număr mare (14 – 16) de fascicule conducătoare libero-lemnoase, de tip colateral deschis şi de mărime diferită; fasciculele cele mai mari proemină adânc în măduvă.

În treimea mijlocie, în cilindrul central se observă, pe lângă fasciculele conducătoare de la nivelul precedent, un inel gros de libriform, în care sunt localizate numeroase fascicule (lame) de vase lemnoase şi insule de elemente liberiene la exterior. Insulele liberiene au elemente vizibil colenchimatizate, iar la exteriorul lor se observă cordoane (calote) de fibre sclerenchimatice cu pereții îngroşați, dar celulozici.

Cambiul supranumerar, care a dat naştere lemnului şi liberului menționate este continuu şi pluristratificat.

Spre baza organului (Fig. 42, 43), în cilindrul central, în urma activității cambiilor supranumerare au rezultat 3- 4 inele concentrice de țesuturi conducătoare, liberul fiind sub formă de insule înconjurate complet de țesut lemnos. Structura de tip fascicular, observată la nivelurile anterioare, nu mai este atât de vizibilă. Libriformul este mai intens sclerificat şi lignificat, vasele de lemn sunt dispersate mai neregulat, iar fasciculele din structura primară inițială sunt complet înfipte în măduva parenchimatic-celulozică.

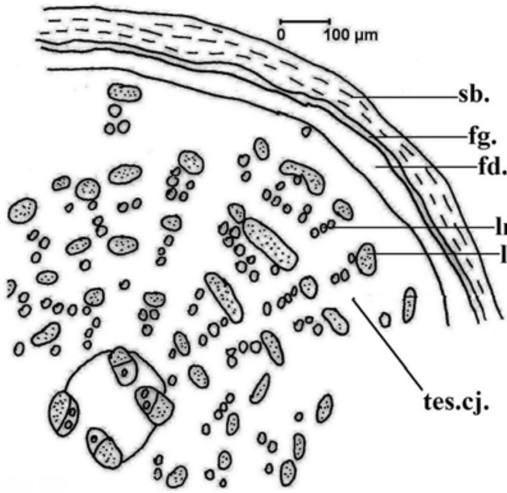


Fig.40. Secțiune transversală prin rădăcina de *Atriplex littoralis*, treime mijlocie (fg. - felogen; fd. - feloderm; lm.- lemn; lb. - liber; sb. - suber; țes. cj. – țesut "conjunctiv") (original)

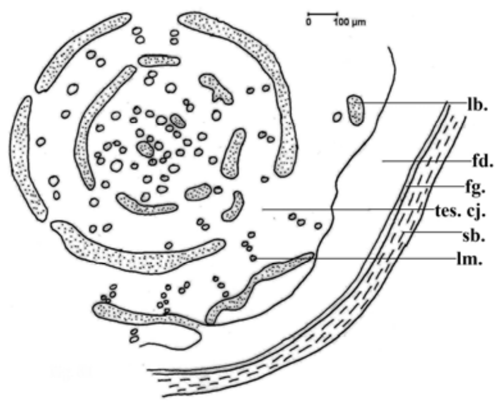


Fig. 41. Secțiune transversală prin rădăcina de *Atriplex littoralis*, treime superioară (fg. – felogen; fd. – feloderm; lm. – lemn; lb. – liber; sb. – suber; țes. cj. – țesut "conjunctiv") (original)

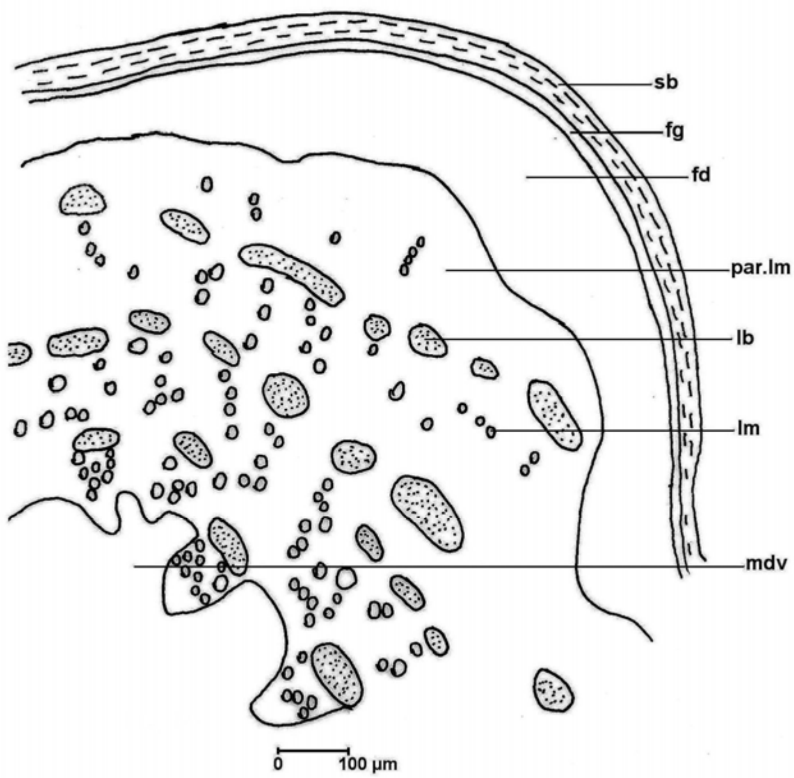


Fig. 42. Secțiune transversală prin tulpina de *Atriplex littoralis*, treime inferioară (fd. - feloderm; fg. - felogen; lm. - lemn; lb. - liber; mdv. - măduvă; par. lm. - parenchim lemnos; sb . - suber) (original)

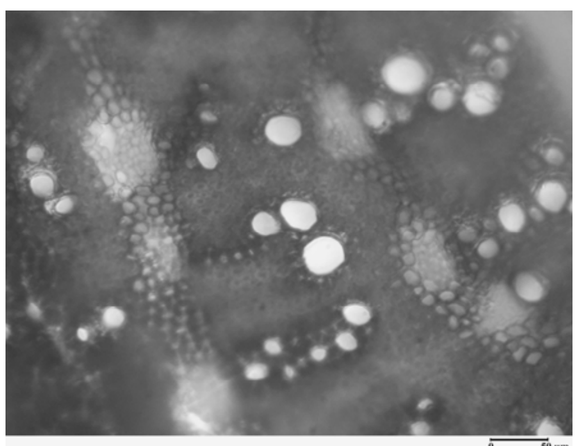


Fig. 43. Secțiune transversală prin tulpina de *Atriplex littoralis*, treime inferioară. (original)

La *Halimione verrucifera* am observat, în ceea ce priveşte structura rădăcinii (Fig. 44), că cilindrul central are o structura caracteristică reprezentanților familiei *Chenopodiaceae*, structura rezultând în cea mai mare parte din activitatea cambiilor supranumerare.

Axul rădăcinii este ocupat de un masiv lemnos complet sclerificat şi lignificat, în care se observă 3 lame radiare de vase de lemn primar, dispuse pe un singur şir; după aceste lame de lemn primar se poate considera că stelul din structura primară este de tip triarh .

Acest masiv lemnos central compact este înconjurat de 3 fascicule de liber, care alternează cu cele 3 lame radiare de xilem primar şi sunt separate de elemente de parenchim celulozic.

Urmează 2 inele sinuoase de lemn, rezultate în urma activității cambiilor supranumerare, separate de zone de liber, în totalitate celulozic, rezultate în urma activității aceloraşi meristeme.

Inelele de lemn sunt puternic sclerificate şi lignificate, în ele predominând libriformul, iar vasele având diametru diferit; mai adesea, aceste vase sunt grupate câteva la un loc şi în dreptul lor, la periferie, se găsesc insule de liber; aceste insule sunt separate de lame radiare formate din elemente sclerificate şi lignificate.

Cel de-al 2-lea inel (extern) de lemn este în curs de edificare încă, având puține vase, iar la exteriorul său cambiul a produs puține elemente liberiene.

Către treimea mijlocie, structura generală se menține aceeaşi, cu deosebirea că s-a format şi cel de-al 2-lea inel discontinuu (de tip insular) de liber, înconjurat la exterior de lemnul celui de-al 3-lea inel .

Ca şi la nivelul precedent, partea din centru a stelului are un aspect uşor trilobat al lemnului suprapus celor 3 fascicule de liber.

La baza organului menționăm, în plus, faptul că că s-a format şi cel de-al 2-lea inel discontinuu (de tip insular) de liber, înconjurat la exterior de lemnul celui de-al 3-lea inel. Ca şi la nivelul precedent, partea din centru a stelului are un aspect uşor trilobat al lemnului suprapus celor 3 fascicule de liber.

În tulpină (Fig. 45), cilindrul central din treimea superioară cuprinde mai multe (8) fascicule conducătoare libero-lemnoase, de mărime diferită, cu cea mai mare parte a lemnului şi liberului de origine primară; în vecinătatea liberului, vasele de lemn sunt separate de puține elemente libriforme.

La periferia fasciculelor şi între ele se află un țesut sclerenchimatic ce formează un inel gros, cu celule având pereții extrem de îngroşați şi intens

lignificați; în felul acesta, liberul fasciculelor conducătoare ne apare sub formă de insule înconjurate complet de țesut sclerificat şi lignificat.

La periferia inelului de sclerenchim se observă primul cambiu supranumerar (de origine periciclică), care a format pe alocuri câteva vase de lemn spre interior şi mai multe elemente de liber spre exterior; acesta din urmă, împreună cu cambiul, realizează un inel aproape continuu.

Față de nivelul anterior analizat, cilindrul central din regiunea mijlocie a tulpinii este mai gros, cuprinzând un inel gros, puternic sclerificat şi lignificat de parenchim fundamental şi o măduvă în care proemină puternic cele 8 fascicule conducătoare din structura primară, normală .

În inelul sclerificat şi lignificat, din loc în loc se observă vase de lemn cu dispoziție neregulată, dar adesea formând şiruri radiare discontinue; fiecare din aceste şiruri are la periferie câte o insulă de țesut liberian.

Primul şir de vase lemnoase, împreună cu insula (calota) liberiană corespunzătoare formează un inel gros de „fascicule" înfipte în masa fundamentală de libriform.

Al doilea inel de fascicule este mult mai subțire, având şi el insulele (calotele) liberiene înconjurate de țesut sclerenchimatic intens lignificat.

Pe alocuri, la fața internă a scoarței primare se observă câteva elemente de sclerenchim, adesea solitare, localizate la periferia ultimului inel (în formare) de cambiu supranumerar şi elemente liberiene formate târziu.

În fine, cilindrul central este mult mai gros în treimea inferioară decât la celelalte niveluri analizate, cuprinzând un număr de 4 – 5 inele de insule liberiene, celulozice, care corespund, de fapt, împreună cu lemnul de la fața internă, tot atâtor inele de fascicule conducătoare de tip colateral, înfipte în masa fundamentală de libriform, extrem de puternic sclerificat şi lignificat.

La alt taxon halofil din familia *Chenopodiaceae* pe care l-am investigat, *Petrosimonia triandra* (Grigore şi Toma, 2007), în structura generală a rădăcinii (Fig. 46 A, B), în treimea inferioară se disting 6 – 7 inele concentrice de țesuturi conducătoare, rezultate din activitatea tot atâtor zone cambiale supranumerare. Se observă o mare cantitate de libriform, un număr mai mic de vase lemnoase dispersate neregulat şi numeroase benzi tangențiale subțiri de țesut liberian, care marchează locul şi numărul fasciculelor conducătoare, ce au luat naştere din activitatea cambiilor supranumerare.

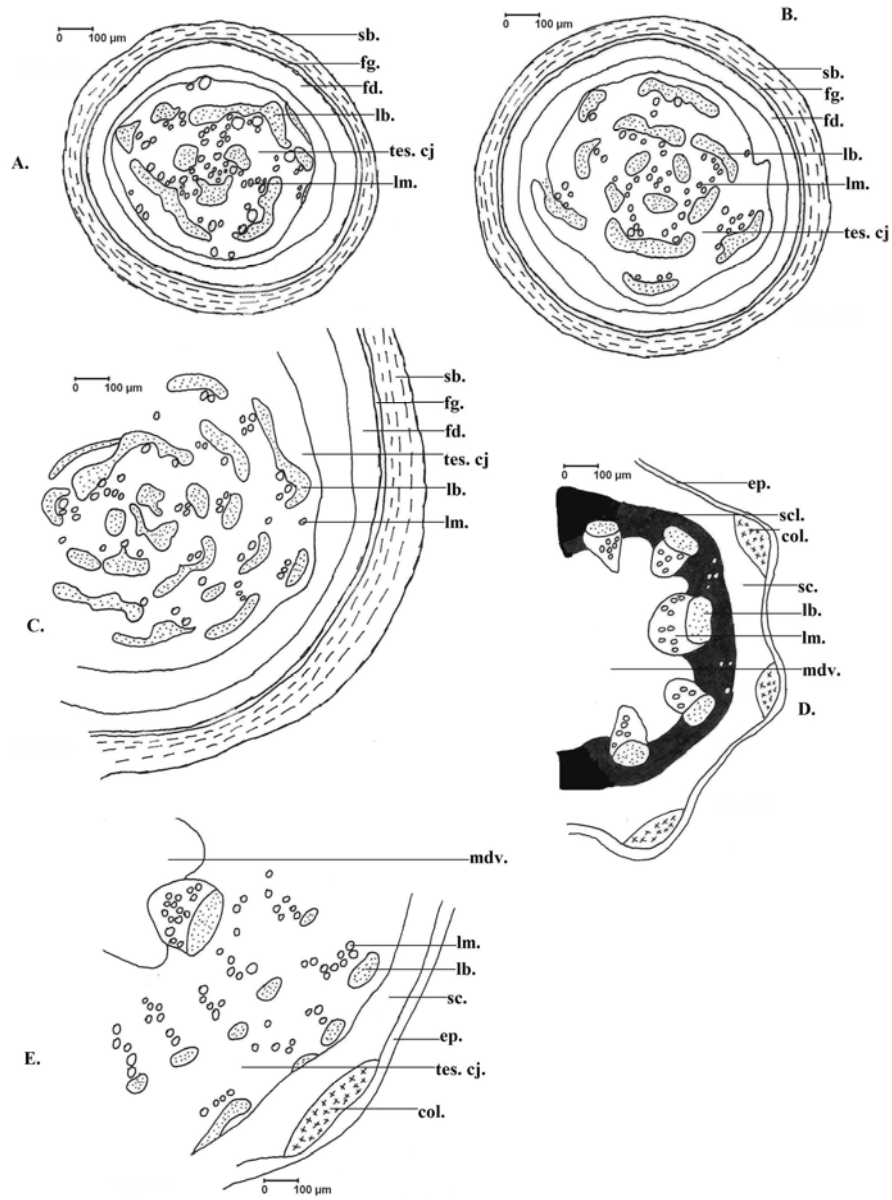


Fig. 44. *Halimione verrucifera* - Secțiune transversală prin rădăcină (A. treime inferioară; B. treime mijlocie; C. treime superioară) şi tulpină (D. treime superioară; E. treime mijlocie) (col. – colenchim; ep. – epidermă; fg. – felogen; fd. - feloderm; lm. – lemn; mdv. – măduvă; lb. – liber; sb. – suber; sc. –scoarță; scl.- sclerenchim; țes. cj. – țesut "conjunctiv") (scheme, original)

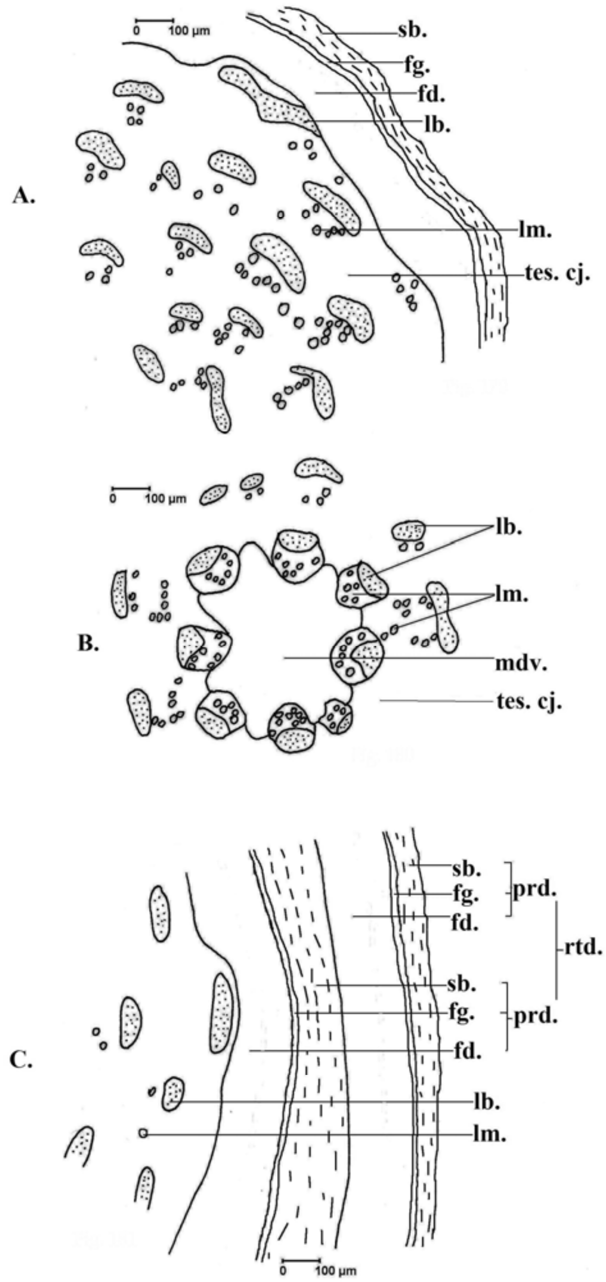


Fig. 45. *Halimione verrucifera*: A-C: secțiuni transversale prin tulpină, în treimea inferioară (fg. – felogen; fd. - feloderm; lm. – lemn; mdv. – măduvă; lb. – liber; sb. – suber; prd. – peridermă; rtd. – ritidomă; țes. cj. – țesut "conjunctiv") (scheme, original)

Toate elementele mecanice de sclerenchim (libriform) au peretele extrem de gros şi în cea mai mare parte intens lignificat.

În partea centrală a rădăcinii, la nivelul mijlociu, se distinge încă structura primară de tip diarh, după care urmează o structură relativ omogenă, reprezentată prin mai multe zone concentrice de fascicule libero-lemnoase, între care se află raze sclerificate şi lignificate.

Vasele lemnoase din structura primară au diametrul mic, iar pereții sunt intens lignificați; vasele de lemn din fasciculele rezultate în urma activității cambiilor supranumerare succesive au diametrul mult mai mare şi peretele foarte gros, dar foarte slab lignificat, fiind dispersate neregulat şi cu mult libriform între ele.

Liberul fasciculelor conducătoare formează benzi tangențiale subțiri, întrerupte din loc în loc de şiruri înguste de celule mecanice cu pereții puternic îngroşați şi moderat lignificați, ca şi cei ai fibrelor libriforme din structura lemnului.

La nivelul secționat se observă aproximativ 4 inele (cercuri) concentrice de țesuturi conducătoare, rezultate din activitatea unui număr de 4 cambii supranumerare.

În ceea ce priveşte tulpina (Fig. 46, C, D, E), la nivelul treimii superioare, cilindrul central cuprinde câteva (5 – 7) fascicule conducătoare libero-lemnoase, de mărime diferită, separate de raze medulare parenchimatic-celulozice.

Toate fasciculele conducătoare prezintă liber format din tuburi ciuruite şi celule anexe şi lemn format din şiruri radiare de vase, separate de celule de parenchim celulozic; aşadar, structura este tipic primară.

La periferia acestor fascicule conducătoare şi-a făcut apariția deja primul cambiu supranumerar, de origine periciclică, care începe să funcționeze bifacial, dând pe alocuri lemn spre interior şi liber spre exterior; procesul de traheogeneză este în derulare, unele vase de lemn având pereții foarte subțiri, celulozici.

De subliniat este faptul că acest prim cambiu supranumerar formează un inel continuu, pluristratificat, care va produce fascicule libero-lemnoase, iar pe alocuri, raze medulare.

La nivelul treimii mijlocii, pe lângă structura primara si cea secundară, am putut evidenția şi o structură rezultată în urma activității cambiilor succesive, caracterizată printr-o cantitate foarte mare de libriform, puternic sclerificat, dar puțin lignificat, în care sunt dispersate neregulat vase lemnoase; la periferia acestui inel gros de xilem se observă un inel subțire de elemente liberiene. Menționăm aici faptul că unii autori mai folosesc

denumirea de structură terțiară pentru a desemna totalitatea producțiilor cambiilor supranumerare (Hayward, 1967; Şerbănescu-Jitariu şi Toma, 1980).

Către treimea inferioară a organului, structura se menține aceeaşi, cu deosebirea că cilindrul central este mult mai gros, cuprinzând o cantitate mare de libriform, relativ puține vase de lemn, dispersate neregulat sau formând şiruri radiare discontinue şi puține insule foarte mici de țesut liberian.

Alte specii de halofite din familia *Chenopodiaceae* pe care le-am analizat (Grigore şi Toma, 2008) au prezentat de asemeni această structură interesantă. Astfel, la *Petrosimonia oppositifolia*, fenomenul este exprimat în rădăcină (Fig. 47A), la toate cele trei niveluri analizate, precum şi în tulpină (Fig. 47B), mai ales în treimile inferioară şi mijlocie ale organului. În rădăcină, țesuturile conducătoare formează inele incomplete sau arcuri de floem şi de xilem în treimea inferioară a organului, iar în poziție centrală se observă lemn secundar compact, având de o parte şi de alta două insule de floem secundar; în jurul acestei structuri secundare se află zone de xilem cu vase dispuse neregulat, separate de mult libriform puternic sclerificat şi intens lignificat. Înspre treimea sa mijlocie, rădăcina este mai groasă, structura păstrându-se aceeaşi, dar există mai multe (3-4) zone concentrice de xilem şi de floem; acesta din urmă este mai subțire şi adesea discontinuu, formând arcuri larg deschise sau insule. Semnalăm şi la această specie prezența unei cantități însemnate de libriform, pe care l-am evidențiat în cilindrul central al organelor axiale.

Policambia este prezentă şi în rădăcina de *Atriplex tatarica* (Fig. 47C), acolo unde în treimea inferioară se formează şi funcționează 2 astfel de cambii supranumerare; în treimea mijlocie, de observă 4 astfel de cambii; în toate cazurile, din activitatea lor rezultă mai mult lemn la interior şi mai puțin liber la exterior. După acelaşi model, cambiul formează un masiv lemnos central, compact, în întregime sclerificat şi lignificat. La *Salicornia europaea,* policambia afectează atât rădăcina (Fig. 47D) cât şi porțiunea nearticulată a tulpinii. În rădăcină, cambiile supranumerare dau naştere multor vase de lemn, dispersate neregulat, şi unor mici insule de liber.

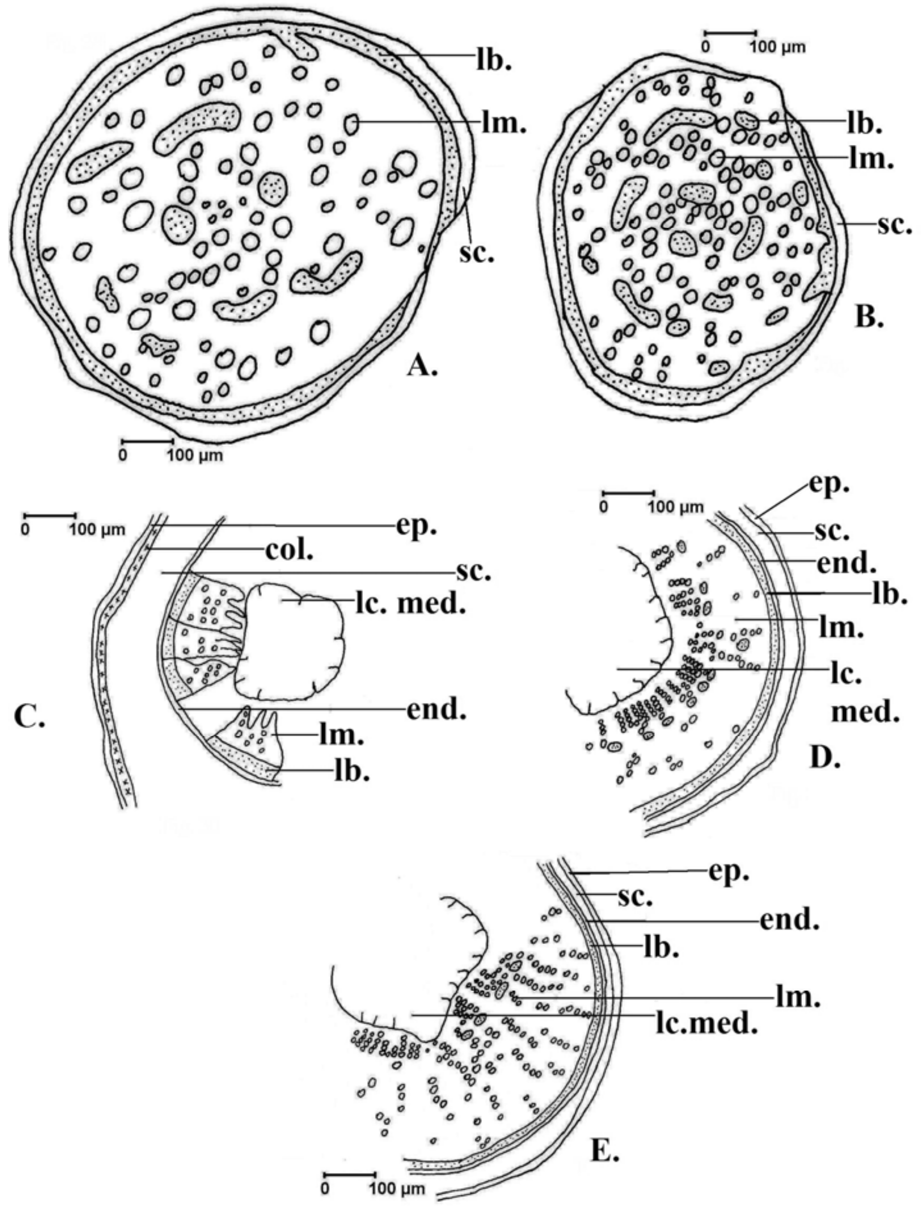


Fig. 46. *Petrosimonia triandra*: Secțiuni transversale prin rădăcină- treime inferioară (A), treime mijlocie (B) şi prin tulpină- treime superioară (C), mijlocie (D), inferioară (E) (col. – colenchim; ep. – epidermă; end. – endodermă; lb. – liber; lm. – lemn; lc. med. – lacună medulară; lb. – liber; sc. – scoarță; prd. – peridermă; rtd. – ritidomă) (scheme, original)

În tulpina nearticulată, structura rezultată în urma activității cambiilor supranumerare este reprezentată de un inel foarte gros de libriform, în care sunt încorporate mai multe insule liberiene mici; la fața lor internă se găsesc puține vase de lemn, al căror diametru nu diferă prea mult de cel al fibrelor lemnoase; ele se deosebesc însă prin peretele ceva mai subțire şi mai puțin lignificat. La *Suaeda maritima,* în rădăcină (Fig. 47 E), în urma activității cambiilor supranumerare rezultă un număr de 5 inele de țesuturi conducătoare, fiecare din ele având cea mai mare parte ocupată de libriform, cu puține vase dispersate neregulat în el, şi numeroase insule de liber, separate de parenchim celulozic sau slab lignificat; aceste insule nu sunt echidistante şi nici de aceeaşi mărime.

La o analiză mai atentă putem distinge mai multe şiruri radiare de vase lemnoase în dreptul insulelor liberiene, separate de o cantitate foarte mare de libriform; fibrele acestuia din urmă au pereții extrem de îngroşați şi moderat lignificați. În treimea superioară a tulpinii, toate fasciculele conducătoare au un început de structură secundară, vizibilă cel puțin la nivelul lemnului unde, printre vasele cu pereții extrem de groşi, se află şi câteva fibre libriforme. Deosebit de interesant este faptul ca la nici una din speciile de *Chenopodiaceae* investigate de noi, ca şi de alți autori, nu s-au întâlnit vase de lemn ce au pereții îngroşați, dar slab lignificați, ca şi cei ai fibrelor libriforme.

La o altă specie de halofite din aceeaşi familie, *Camphorosma annua* (date nepublicate), în structura rădăcinii funcționează un număr de 2-3 cambii supranumerare, rezultând un număr corespunzător de inele lemnoase si liberiene, cele de lemn fiind mult mai groase si puternic lignificate (Fig. 48 A). Liberul formeaza arcuri discontinue in zona centrala a organului (Fig. 48 B).

În toată grosimea rădăcinii, dar mai ales în inelele externe de lemn, fibrele libriforme au pereții extrem de groşi şi intens lignificați. Structura secundară se recunoaşte după numărul mare de vase pe unitatea de suprafață şi elementele libriforme dintre ele, cu pereți moderat îngroşați şi slab lignificați.

În ceea ce priveşte structura tulpinii, am evidențiat un cambiu supranumerar numai la nivelul bazal al acesteia. Din activitatea lui a rezultat un inel relativ gros de lemn şi un altul, mai subțire, de liber. În inelul de lemn, vasele sunt rare, iar la periferia inelului de liber se observă mai multe cordoane foarte subțiri de fibre sclerenchimatice, cu pereții moderat ingroşați şi slab lignificați (Fig. 48 C).

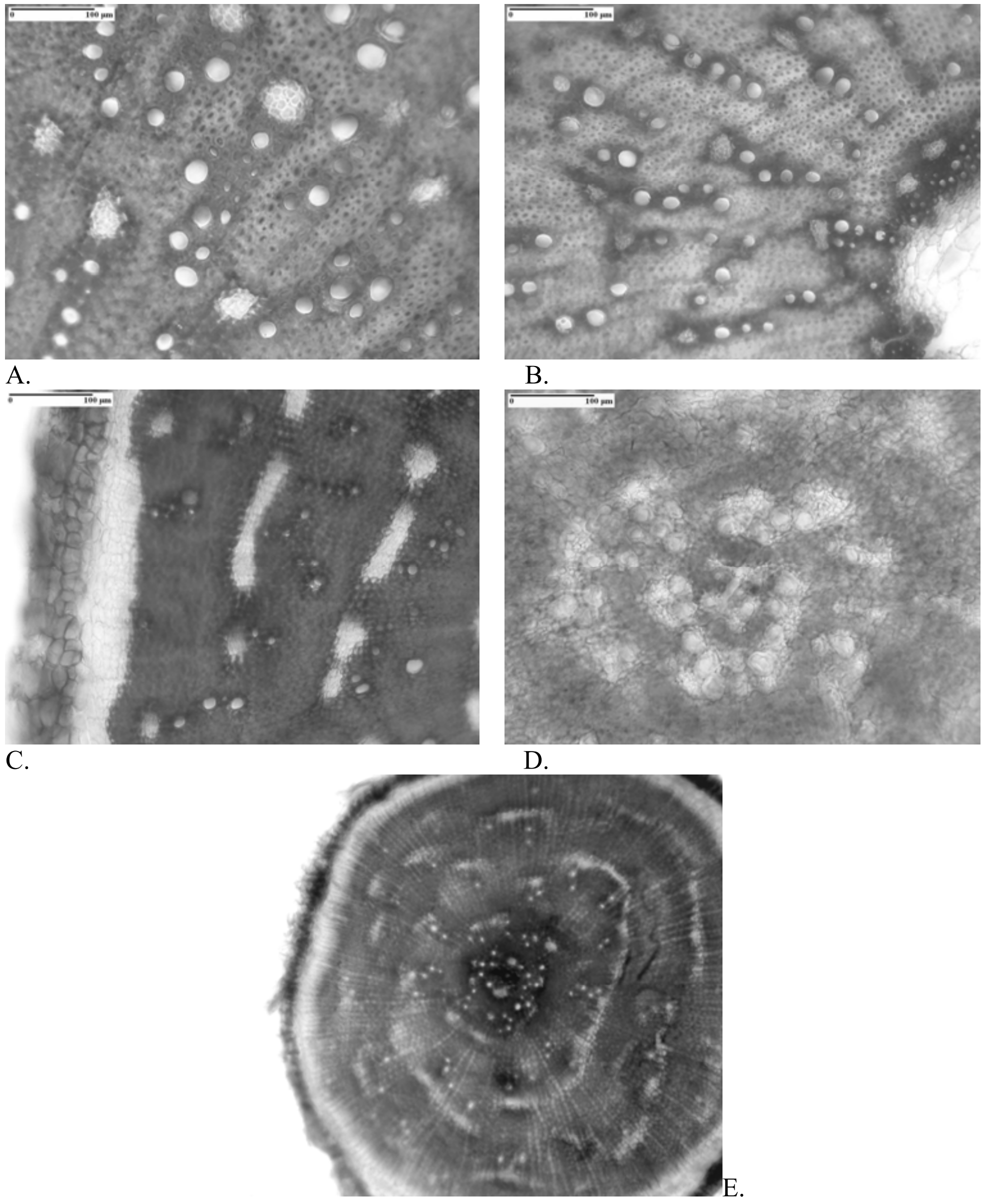
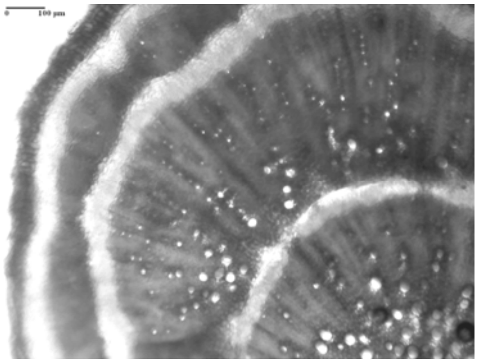
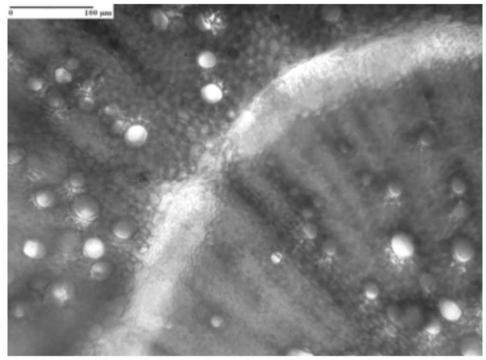


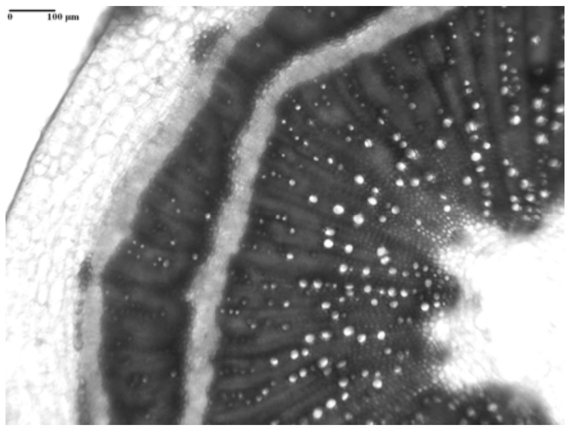
Fig. 47. Secțiuni transversale prin rădăcina (A) şi tulpina (B) de *Petrosimonia oppositifolia*; rădăcina de *Atriplex tatarica* (C), rădăcina de la *S. europaea* (D) şi rădăcina de *Suaeda maritima* (E) (după Grigore şi Toma, 2008)



A.



B.



C.

Fig. 48. Secțiuni transversale prin rădăcina (A, B) şi tulpina (C) de *Camphorosma annua* (original)

Interesant este faptul că la o altă specie pe care am analizat-o, *Bassia hirsuta*, taxon halofil, structura organelor vegetative este normală, neprezentând această particularitate de structură, fenomenul cambiilor succesive. Aceeaşi situație, ca o excepție de la regulă, să-i spunem, a mai fost menționată şi de Hérail (1885) pentru *Camphorosma monspeliaca.* Tot ca o „abatere" de la regulă menționăm şi exemplul oferit de Bonnier şi Du Sablon (1905), care se referă la *Camphorosma* (din nefericire, autorii nu precizează exact ce specie), „mic arbust din regiunea mediteraneeană", la care în primii doi ani cambiul (intuim că este vorba despre acesta, de vreme ce autorii folosesc expresia *strat generator libero-lemnos*) funcționează normal, apoi îşi încetează activitatea; în al treilea an, din periciclu se formează un alt strat (cambiu) care diferențiază un nou cerc de fascicule secundare libero-lemnoase. Câțiva ani mai târziu, se formează un al treilea

cerc de fascicule secundare, la exteriorul celui de-al doilea, şi procesul continuă.

O altă situaţie interesantă este cea întâlnită la *Salicornia macrostachya* (Bonnier şi Leclerc Du Sablon, 1905), la care cambiul normal nu funcţionează niciodată; la rădăcina încă tânără, din periciclu se diferenţiază un cambiu care va da un *ţesut secundar* în care sunt înglobate fasciculele libero-lemnoase (Fig. 49)

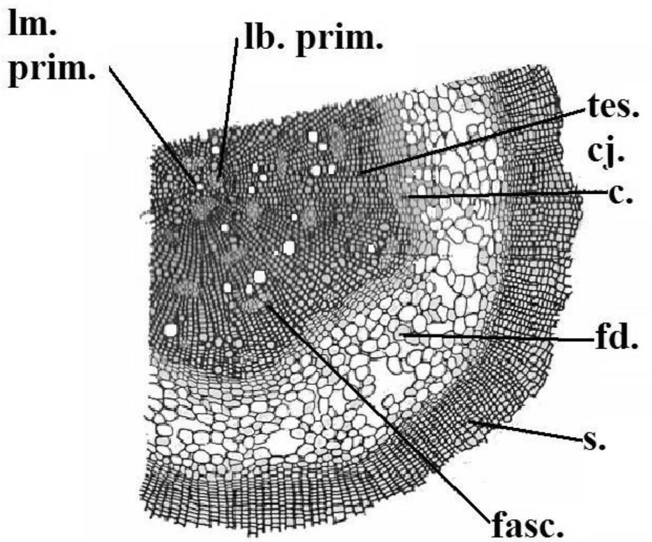


Fig. 49. Secţiune prin rădăcina de la *Salicornia macrostachya*: c - cambiu; fd. - felodermă; fasc. - fascicul; tes. cj. - tesut conjunctiv; s - suber; lm. prim., lb. prim., lemn/liber primar; s. - suber (modificat după Bonnier şi Leclerc du Sablon, 1905)

Facem o paranteză. Autorii sus citaţi nu folosesc termenul de ţesut „conjunctiv", ci, explicând schema pe care o preluăm şi noi, se referă la un parenchim secundar, în care sunt implântate fasciculele libero-lemnoase. Noi am echivalat cu ţesutul conjunctiv, în spiritul definiţiei şi a discuţiilor pe care le-am purtat pe marginea acestui concept, ceea ce corespunde şi cu ţesutul figurat de autori, dar numit altfel.

La *Chenopodium murale*, conform aceloraşi autori, cambiile succesive formează cercuri concentrice de fascicule libero-lemnoase (Fig. 50).

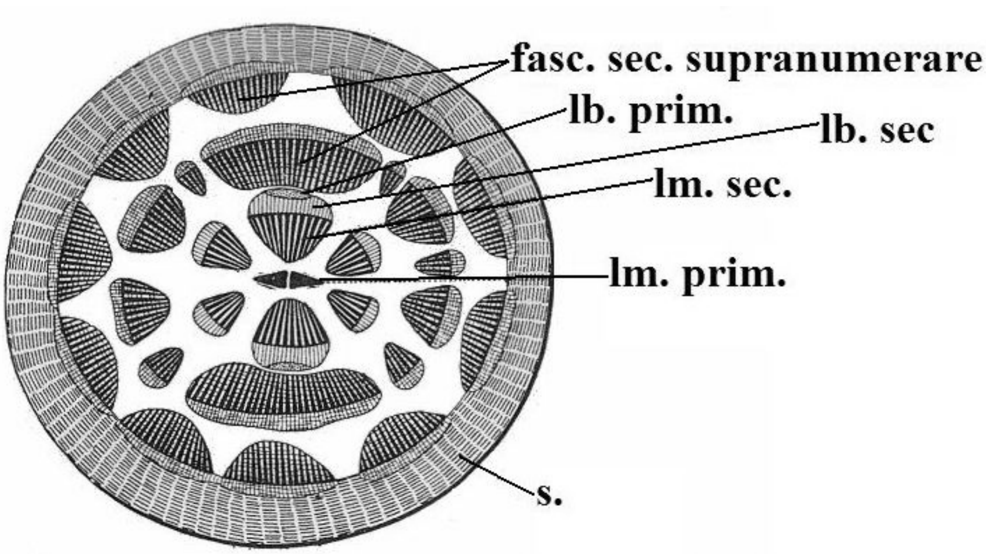


Fig. 50. Secțiune transversală prin rădăcina de la *Chenopodium murale* (lm. prim. – lemn primar; lm. sec. - lemn secundar; lb. prim. – liber primar; lb. sec. – liber secundar; s. – suber; fasc. sec. – fascicule secundare) (după Bonnier şi Leclerc du Sablon, 1905)

La *Salsola kali* (Fig. 51), cambiile supranumerare nu mai au o dispoziție concentrică, ci se dispun într-o spirală, având ca punct de plecare înspre partea centrală a rădăcinii un cambiu normal, care s-a format la fața internă a fiecărui dintre cele două fascicule libero-lemnoase primare; acest cambiu este spiralat şi se prelungeşte prin extremitatea lui exterioară, mărind astfel numărul fasciculelor secundare şi contribuind, implicit, la îngroşarea rădăcinii. Autorii explică această dispoziție spiralată a cambiului anormal prin faptul că vârful radiculei este comprimat în sămânță între cotiledoane; chenopodiaceele a căror radiculă nu este comprimată între cotiledoane prezintă această succesiune de formațiuni secundare în sens simetric.

Salsola kali este o specie care vegetează şi în România; ea a fost investigată la noi de Toma, Niță şi Zavaleche (1991), care au pus în evidență fenomenul de policambie, în special la nivelul bazal al tulpinii, realitate histologică obişnuită şi pentru alte specii de *Chenopodiaceae*, aşa cum am arătat mai sus.

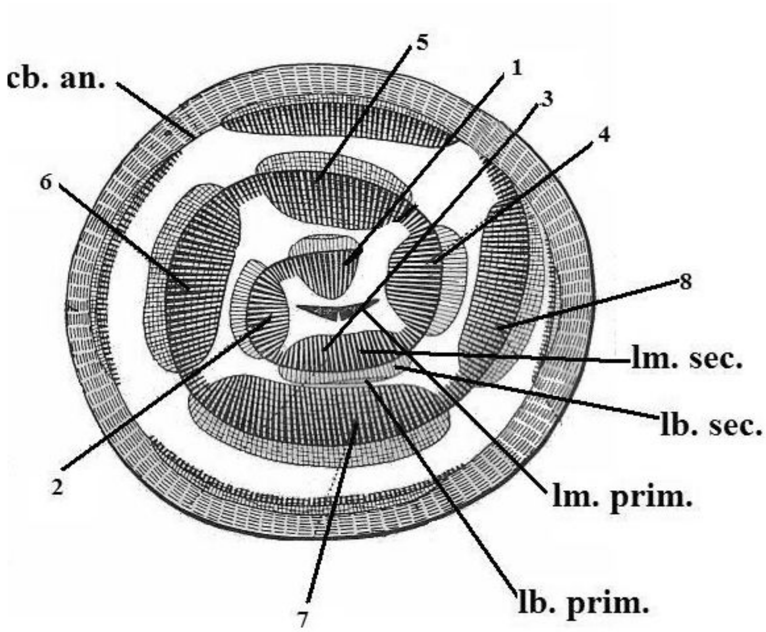


Fig. 51. Secțiune transversală prin rădăcina de la *Salsola kali* (lm. prim. – lemn primar; lm. sec. - lemn secundar; lb. prim. – liber primar; lb. sec. – liber secundar; s. – suber; 1,2,3,4 – formațiuni secundare normale, care se adaugă, ca urmare a unei dezvoltări anormale, celor periciclice, anormale – 5,6,7,8; cb. - cambiu anormal) (după Bonnier şi Leclerc du Sablon, 1905)

La *Chenopodium album,* structura anormală este produsă de un cambiu care este activ periodic, formând lemn în direcție centripetă şi liber în sens centrifug, în regiuni mai limitate (Artschwager, 1920). Pe măsură ce se formează liberul, cambiul se epuizează treptat. Continuitatea inelului cambial este asigurată de formarea unor porțiuni noi de cambiu la exteriorul liberului. Liberul zonelor secundare de creştere apare după ce lemnul s-a format aproape în întregime. Conform autorului, țesutul conjunctiv nu trebuie considerat drept raze medulare în sens morfologic. De altfel, problema razelor la *Chenopodiaceae* (afectate de policambie) este un subiect controversat; important, însă, deoarece printre altele intervine în posibila lămurirea unor probleme de taxonomie (Carlquist, 2003).

La două specii din familia *Molluginaceae*, *Glinus lotoides* şi *G. oppositifolius*, primul inel de cambiu funcționează pentru o scurtă perioadă de timp, fiind urmată de dezvoltarea unui al doilea inel de cambiu, format din parenchimul cortical (Rao şi Rajput, 2003).

Poate este momentul să subliniem cu acest prilej implicațiile pe care acest fenomen, al cambiilor succesive, le poate avea în sistematică. Pe baza acestuia (şi nu numai) s-a încercat trecerea speciei *Simmondsia chinensis* (familia *Simmondsiaceae*) în ordinul *Caryophyllales*. Această specie endemică din zonele aride ale Californiei este singura specie a acestei familii. Analiza anatomică a speciei a relevat faptul că aceasta prezintă trăsături considerate primitive la dicotiledonate: traheide, parenchim difuz, raze uniseriate şi pluriseriate, dar şi cambii succesive, care sunt o apariție răspândită la specii din ordinul *Caryophyllales*. Toate acestea sunt considerate argumente pentru includerea speciei în acest ordin.

Sintetizând şi încercând să ne apropiem de posibilele implicații şi semnificații ale acestui fenomen, putem afirma că am evidențiat în cilindrul central al organelor vegetative axiale ale speciilor de halofite investigate de noi o mare cantitate de libriform, cu pereți groşi, lignificați.

Lignificarea masivă prezentă în cilindrul central al rădăcinilor speciilor afectate de policambie ar putea fi induse de salinitatea excesivă a solului (Bickenbach, 1932). Kozlowski (1997) era de părere că salinitatea măreşte conținutul de fibre. Trebuie să ne gândim că în contextul unor adaptări multiple a plantelor la salinitate, fiecare specie răspunde prin anumite modificări metabolice. N-ar fi exclus ca lignina să fie un astfel de răspuns, în sensul măririi rezistenței pereților celulari la presiunile osmotice ridicate din soluția solului. Chiar şi aşa, însă, contribuția jucată de lignină în asigurarea rezistenței la săruri la halofite trebuie privită cu prudență, deoarece legătura dintre aceasta şi salinitate nu este întotdeauna relevantă.

Pe de o parte, la unele soiuri de orez (rezistente, respectiv sensibile la salinitate), o valoare ridicată a salinității (40 mM NaCl) măreşte conținutul de lignină (Seung et al., 2004). În aceeaşi idee, observații histochimice la soiuri de grâu tolerante la săruri, şi la soiuri sensibile la săruri, au confirmat o lignificare mai intensă în celulele radiculare ale soiurilor tolerante, comparativ cu cele sensibile (Jbir et. al, 2001).

Pe de altă parte, salinitatea ridicată poate reduce conținutul de lignină în internodurile de la *Suaeda maritima* (Hagège et al., 1988). La *Atriplex prostrata*, cultivată în soluții cu 0,5 şi 1,0 % NaCl, suprafața lignificată în al treilea şi al patrulea internod descreşte în comparație cu plantele cultivate în soluție 0,0 % NaCl (Wang et al., 1997).

In plus, corelații foarte interesante se pot face intre lignină, extensină si condiții de salinitate crescută. S-a observat, în general, că la *Atriplex prostrata* (Wang et. al, 1997) conținutul de extensină (o glicoproteină ce intră în compoziția peretelui celular) se măreşte la plantele cultivate în

condiții de salinitate. Astfel, în primul şi în al doilea internod, plantele cultivate în soluții de 2,0 % NaC au înregistrat cel mai ridicat nivel de extensină în țesutul vascular, scoarță, epidermă şi măduvă. Nivelul de extensină a crescut în țesutul vascular pe măsură ce salinitatea a crescut în al treilea internod; acesta a mai crescut în țesutul vascular şi măduva din al patrulea internod. Rezultatele studiului au arătat că a existat o cantitate mai mare de extensină solubilă în internodurile tinere (primul şi al doilea) decât în cele în vârstă (al treilea şi al patrulea). Acest lucru este explicat prin faptul că moleculele de extensină tind să se lege una de alta sau de alți componenți ai peretelui celular; în plus, extensina este strâns corelată cu depunerea ligninei şi poate asigura suportul mecanic în celulele supuse unui stress de compresiune sau de torsiune, determinat de creşterea vasculară sau de transportul fluidelor vasculare (Tiré et al., 1994; Li şi Showalter, 1996). Deci, atât lignina, cât şi extensina servesc la sporirea rezistenței peretelui celular. Lignina este, în general, localizată în xilem, iar extensina mai mult în floem (Ye şi Varner, 1991; Showalter, 1993). În internodurile tinere, unde țesutul vascular nu este intens dezvoltat, conținutul de extensină solubilă este mărit de stresul salin, în special în parenchimul medular, care are o cantitate mică de extensină în condiții normale. În internodurile în vârstă, unde xilemul şi floemul sunt bine dezvoltate, nu se observă o creştere în măduvă, ci în țesutul vascular. Astfel, suprafața lignificată (xilemul) este redusă, în schimb suprafața liberului s-a mărit în condiții saline. Asta poate fi corelat cu faptul că anumite substanțe organice sunt sintetizate pentru a menține potențialul osmotic în condiții saline, aşa încât floemul este mai mult dezvoltat pentru a transloca aceste substanțe organice. În consecință, extensina devine abundentă în tulpină, dar conținutul de lignină scade. Aceste rezultate ar putea sugera că extensina poate înlocui lignina pentru a spori rezistența pereților celulari în condiții de stres salin. Mai mult, se ştie că lignina este o componentă importantă în peretele celular secundar, iar extensina este o componentă obişnuită în peretele celular primar. Aceste observații ar putea fi corelate cu faptul că plantele supuse stresului salin pot rămâne la stadii juvenile de dezvoltare, din cauza întârzierii în creştere, şi astfel „proporția” peretelui celular primar este mărită.

Ca o observație generală, putem afirma, cel puțin ca urmare a analizei speciilor de halofite luate de de noi în studiu, că lignificarea are o proporție mai ridicată la nivelul rădăcinii față de cel al tulpinii, aspect pe care l-am menționat în rândurile de mai sus. În opinia noastră, aceasta nu este un fapt întâmplător, ci poate fi plasat în contextul poziției şi rolului jucat de rădăcină în viața plantei. Excluzând poate speciile de halofite de

coaste maritime, supuse impulverizațiilor saline maritime, putem spune că rădăcina este organul cel mai expus la salinitate. În acest sens, este logic să susținem prezența la nivelul rădăcinii a unor mecanisme (structuri) generale capabile să controleze şi să gestioneze pătrunderea apei sărate în corpul plantei şi, eventual, reținerea ei la acest nivel. De fapt, existența unor astfel de structuri, cum ar fi endoderma bine dezvoltată, capabilă să limiteze pătrunderea sărurilor în restul țesuturilor plantelor, a fost precizată deja (Fahn, 1963; Ginzburg, 1964; Poljakokk-Mayber, 1975; Schreiber et al., 1999). De pildă, unii autori (van Andel, 1953; Steward şi Sutcliffe, 1959; Weigl şi Lüttge, 1962) au afirmat că anumite mecanisme de transport activ sunt localizate fie la nivelul endodermei, fie al parenchimului lemnos.

Toate aceste detalii sunt în sprijinul importanței rădăcinii, a rolului jucat de aceasta la plantele expuse unor condiții de salinitate ridicată. Părerea noastră este că lignina joacă un rol major în asigurarea rezistenței pereților celulari, în celule care trebuie să suporte presiuni osmotice destul de ridicate. Aceste realități fac, deci, din rădăcină o interfață cheie între salinitatea de la nivelul rizosferei şi planta ca întreg. După cum spuneam, nu întâmplător tulpina multor specii de halofite nu este afectată de policambie, cel puțin nu în totalitate, deci proporția ligninei este mult mai scăzută (Grigore şi Toma, 2006; Grigore şi Toma, 2007).

Nu este simplu, însă, de găsit o explicație convenabilă în ceea ce priveşte semnificația ecologică sau ecofiziologică a acestui fenomen. Halofitele sunt un grup ecologic heterogen, habitatele variază foarte mult şi este greu de stabilit corelații. Mai degrabă speciile luate fiecare în parte pot oferi surse de interpretări.

Carlquist (2007) pune în discuție implicațiile fenomenului în depozitarea şi recuperarea produşilor fotosintezei şi a apei. El este de părere că alternanța între complexele vasculare (vascular increments) şi parenchim, determinată de cambiile succesive, ar oferi un plan histologic „ideal" pentru stocarea apei şi recuperarea produşilor fotosintezei şi a apei.

Rădăcinile de la *Beta* (Artschwager, 1926) şi *Mirabilis* (Mikesell şi Popham, 1976) au complexe vasculare subțiri, separate unul de celălalt prin regiuni relativ largi de parenchim. Zahărul este stocat abundent în rădăcinile de la *Beta*, amidonul în cele de la *Mirabilis.* La ambele genuri, multe din aceste complexe vasculare recente sunt lipsite de vase; aceste aspecte ar putea fi corelate cu adaptarea în sensul recuperării produşilor fotosintezei, şi mai puțin cu stocarea apei.

Unele genuri din familia *Aiozaceae*, cum ar fi *Mestoklema* şi *Trichodiadema,* au rădăcini tuberizate groase, dar tulpini relativ subțiri.

Complexele („sporirile”) vasculare sunt separate în tulpini de suprafețe mai largi decât în rădăcini. Spre deosebire de *Beta* şi *Mirabilis*, aceste două genuri au lemn şi liber în toate aceste complexe. Asta pare în primul rând să se coreleze mai degrabă cu stocarea apei în structurile de bază, deşi şi în acest caz pot să apară în rădăcini mici cantități de amidon.

Oarecum în acelaşi sens, noi am emis încă din 2006 o ipoteză privind semnificația ecologică a policambiei la halofite, date care au fost publicate anul următor (Grigore şi Toma, 2007). Acum, ca şi atunci, am afirmat că prezența fenomenului de policambie la halofite ar putea avea legătură cu factorii de mediu modelatori. Astfel, sunt cunoscute anumite mecanisme reglatoare ale conținutului de săruri. Unul dintre acestea este diluția sării prin creştere (Greenway şi Thomas, 1965), altul este cel referitor la reținerea sărurilor în rădăcini şi tulpini (Black, 1956; Eshel şi Waisel, 1965; Jacoby, 1964, 1965), precum şi retransportarea sărurilor în interiorul rădăcinilor şi eliminarea lor în mediu (Willert, 1968, Cooil et al., 1965). Toate acestea ar putea fi corelate cu o suprafață internă sporită, dacă ne gândim doar la capacitatea ridicată de reținere, de stocare a apei cu sărurile din ea, în rădăcină şi tulpină. Pe de altă parte, stratul suberos de la exteriorul rădăcinii ar putea întârzia absorbția apei. Deci, sărurile pătrund mai greu în corpul rădăcinii, dar o dată ajunse aici ele ar fi împrăştiate în această suprafață sporită. S-ar putea ca, literalmente, distribuția apei în restul organelor plantei să fie „întârziată”. Mărirea suprafeței ar însemna inevitabil un spațiu de dispersie a sărurilor, care sunt diluate totodată, fiind astfel, în cele din urmă, mai puțin nocive pentru plantă. Fără îndoială că şi numărul şi diametrul vaselor de lemn pot juca un rol în acest mecanism. De aceea, putem privi policambia, prin efectele sale (multe vase, suprafață „internă” ridicată), ca un „compromis” benefic pentru plantă între necesitatea limitării creşterii (controlată de ABA) şi necesitatea impunerii unei strategii de diluție a sărurilor în corpul plantei, mai puțin în regiunile superioare ale tulpinii.Vârful tulpinii, ca regiune de creştere, ar fi astfel protejată de efectele nocive ale sărurilor, căci se cunoaşte că țesuturile tinere sunt mai sensibile la săruri, inclusiv înflorirea, ca etapă deosebit de importantă în viața plantei (Waisel, 1972).

Marlothistella este un alt exemplu de adaptare prin planul cambiilor succesive la funcția de depozitarea a apei. Tulpinile sunt scurte şi groase, cu numeroase ramuri foarte scurte. Tulpina principală este suculentă. Complexele vasculare sunt subțiri şi împrăştiate în țesutul conjunctiv, care este format aproape în întregime din parenchim având celule cu pereți subțiri. Tulpina plantelor din acest gen reprezintă o altă versiune a planului

de cambii succesive, la care funcţia de depozitare a apei este amplificată şi cea mecanică este micşorată.

O altă implicaţie a policambiei este cea care se referă la asigurarea rezistenţei mecanice şi a extinderii capacităţilor conductive. *Guapira, Neea, Pisonia* şi *Torrubia*, arbori tropicali şi subtropicali, au complexe vasculare subţiri, împlântate într-un ţesut fibros. Această configuraţie arhitecturală sugerează un suport mecanic optim. Şi razele, la aceste genuri, contribuie la asigurarea rezistenţei mecanice, deoarece au pereţi celulari secundari şi sunt scurte în plan vertical şi înguste în plan lateral, aşa încât ocupă o proporţie mică în ţesuturile tulpinale. În plus, există arcuri de parenchim în jurul benzilor floemice la aceste patru genuri, ceea ce ar sugera o uşoară abatere de la planul de rezistenţă mecanică optimă. Dar aceste arcuri ar furniza zone ce ar permite mărirea volumului liberului secundar, produs în exteriorul cambiului vascular. Liberul speciilor de dicotiledonate cu un singur cambiu funcţionează, în principal, un singur sezon; la fel şi lemnul secundar este funcţional numai în anul în care se formează. La *Guapira,* fiecare din numeroasele benzi de liber secundar împrăştiate în tulpină (sau în rădăcină) este funcţională, fapt dovedit de producerea continuă a liberului secundar în fiecare din aceste complexe vasculare; în mod logic şi corespondent, şi lemnul secundar din acelaşi complex este funcţional. În consecinţă, o proporţie mai ridicată din suprafaţa tulpinii devine disponibilă pentru a conduce, „via” lemn şi liber secundar, în comparaţie cu speciile ce au un singur cambiu.

Cambiul vascular de la *Charpentiera* (familia *Amaranthaceae*) produce nu numai şiruri radiare de vase pentru o perioadă prelungită, ci produce şi fibre asociate, rezultând formarea unui brâu de vase înconjurate de fibre. Apariţia unor benzi concentrice largi de parenchim „conjunctiv” permite adăugări de lemn secundar care pătrunde în exterior în ţesutul „conjunctiv”. Aceeaşi situaţie se poate observa şi în părţile mai în vârstă din tulpina de *Heimerliodendron*. La ambele genuri, adăugarea de fibre de-a lungul vaselor de lemn, de către cambiul vascular, asigură mărirea rezistenţei mecanice, ca şi prelungirea activităţii cambiale.

La *Aptenia*, fiecare cambiu vascular produce mult lemn secundar, însă se produc puţine fibre în ultimul lemn secundar format. Astfel, nu se măreşte rezistenţa mecanică, dar suprafaţa conductibilă xilemică este menţinută sau chiar mărită.

În orice caz, acest fenomen al cambiilor succesive rămâne unul greu de explicat după o singură schemă; mai sunt încă destule controverse în ceea ce priveşte modul de formare a acestor cambii adiţionale; noi am preluat şi

dezvoltat conceptul de cambiu inițiator. Reamintim însă că majoritatea autorilor au abordat această problemă din perspectiva unui singur tip de cambiu, nu a două tipuri (cambiu inițiator şi cambiu vascular).

Mult mai problematică şi tentantă este, însă, semnificația ecologic-funcțională a acestui fenomen. Mai precizăm în finalul acestui capitol că perceperea acestui fenomen ca o anomalie de structură este exagerată şi oarecum nejustificată. Prezența unui caracter (ancestral!?) la un grup heterogen de plante trebuie privită ca un răspuns evolutiv şi adaptativ particular, în vreme ce comparațiile cu „normalul" trebuie să aibă cel mult o valoare didactică.

Bibliografie

1. ARTSCHWAGER E. F., 1920 – On the anatomy of *Chenopodium album* L. Am. J. Bot., 7 (6): 252-260 (abstract)
2. ARTSCHWAGER E., 1926 – Anatomy of the vegetative organs of the sugar beet. J. Agric. Res., 33: 143-176
3. BICKENBACH K., 1932 - Zur Anatomie und Physiologie einiger Strand und Dünenpflanzen. Beitrage zum Halophytenproblem. Beitr. Biol. Pflanz., 15: 334-370
4. BLACK R. F., 1956 - Effect of NaCl in watercultures on the ion uptake and growth of *Atriplex hastata.* Australian J. Biol. Sci., 9: 65-80
5. BONNIER G., LECLERC DU SABLON, 1905 – Cours de Botanique. Phanérogames. Librairie Générale de l´ Enseignement, Paris
6. CARLQUIST S., 1975 – Wood anatomy of Onagraceae, with notes on alternative modes of photosynthate movement in dicotyledonous woods. Ann. Mo. Bot. Garden., 62: 386-424
7. CARLQUIST S., 1996 – Wood, bark, and stem anatomy of Gnetales: a summary. Int. J. Plant. Sci., 157 (6 suppl.): 558-576
8. CARLQUIST S., 2003 – Wood and stem anatomy of woody Amaranthaceae s. s.: ecology, systematics and the problems of defining rays in dicotyledons. Bot. J. Linn. Soc., 143: 1-19 (abstract)
9. CARLQUIST S., 2004 – Lateral meristems, successive cambia and their products: a reinterpretation bassed on roots and stems of Nyctaginaceae. Bot. J. Linn. Soc. 146: 129-143 (abstract)
10. CARLQUIST S., 2007 - Successive cambia revisited: ontogeny, histology, diversity, and functional significance. J. Torrey Bot. Soc., 134 (2): 301-332
11. COCKRELL R. A., 1941 – A comparative study of the wood of several south American species of *Strychnos*. Am. J. Bot., 28: 32-41 (abstract)
12. COOIL B.J., de la FUENTE R.K., de la PENA R.S., 1965 - Absorption and transport of sodium and potassium in squash. Plant. Physiol., 40: 625-632
13. ESAU K., AND CHEADLE V. I., 1969 – Secondary growth in *Bougainvillea*. Ann. Bot., 33: 807-819 (abstract)
14. ESHEL Y., WAISEL Y., 1965 - The salt relations of *Prosopis farcta* (Banks et Sol.) Eig. Isr. J. Bot., 14: 50-51
15. FAHN A., 1963 - Some anatomical adaptations of desert plants. Phytomorphology, 14, 1963: 93-102

16. FAHN A., ZIMMERMANN M.H., 1982 – Development of the succesive cambia in *Atriplex halimus* (Chenopodiaceae) Bot.Gaz., 143 (3): 353-357 (abstract)
17. GINZBURG C., 1964 - *Ecological anatomy of roots*. Ph. D. Thesis, Hebrew University, Jerusalem
18. GREENWAY H., THOMAS D.A., 1965 - Plant response to saline substrates. V. Chloride regulation in the individual organs of *Hordeum vulgare* during treatment with sodium chloride. Austral. J. Biol. Sci., 18: 505- 524
19. GRIGORE M., TOMA C., 2005 – Contributions to the knowledge of anatomical structure of some halophytes I. Stud. Cerc. Şt. biol., Univ.Bacău, 10: 125-128
20. GRIGORE M.-N., TOMA C., 2007 - Evidencing the successive cambia phenomenon on some halophylous representatives among *Chenopodiaceae* and its possible ecological-adaptive implications. Stud. Com. Complexul Muzeal St. Nat. "Ion Borcea", 21: 87-93
21. HAGEGE D., KEVERS C., BOUCAUD J., GASPAR T., 1988 - Activités peroxydasiques, production d'éthylène, lignification et limitation de croissance chez *Suaeda maritima* cultivé en l'absence de NaCl. Plant. Physiol. Biochem*.,* 26: 609-614
22. HAYWARD H.E., 1967 – *The structure of economic plants*. Verlag J. Cramer New York
23. HÉRAIL J., 1885 – Recherches sur l'anatomie comparée de la tige des Dicotylédones. Ann. Sci. Nat. sér. 7, Bot., 12 : 203-314
24. JACOBY B., 1964 - Function of bean roots and stems in sodium retention. Plant. Physiol*.,* 39: 445-449
25. JACOBY B., 1965 - Sodium retention in excised bean stems. Physiol. Plant., 18: 730-779
26. JBIR N., CHAIBI W., AMMAR S., JEMMALI A., AYADI A., 2001 - Effet du NaCl sur la croissance et la lignification des racines de deux espèces de blé différant par leur sensibilité au sel (abstract). Comp. Rend. Acad. Sci.(- series III-) Sci. de la Vie, 324 (9) : 863-868
27. KIRCHOFF B. K., FAHN A., 1984, - Initiation and structure of the secondary vascular system in *Phytolacca dioica* (Phytolaccaceae). Can. J. Bot., 62:2580-2586 (abstract)
28. KOZLOWSKI T.T., 1997 - Response of woody plants to flooding and salinity. Physiol. Monograph, 1: 1-29
29. LI S., and SHOWALTER A. M., 1996 - Immunolocalization of extension and potato tuber lectin in carrot, tomato, and potato. Physiol.

Plant., 97: 708-718 (abstract)
30. METCALFE C.R., CHALK L., 1972 - *Anatomy of the Dicotyledons*. Clarendon Press, Oxford, 2: 1075-1084
31. MIKESELL J. E., POPHAM R. H., 1976 – Ontogeny and correlative relationship of the peimary thickening in four-o'clock plants (Nyctaginaceae) maintained under long and short photoperiods. Am. J. Bot., 63: 427-437 (abstract).
32. PFEIFFER H., 1926 – Das abnorme Dickenwachstum. In Handbuch der Pflanzenanatomie, 9(2): 1-272, Gebrüder Bontraeger, Berlin
33. POLJAKOFF -MAYBER A., GALE J., 1975 - *Plants in saline environments.* Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York
34. RAJPUT K. S., KARUMANCHI S. RAO, 1999 – Structural and developmental studies on cambial variant in Pupalia lappacea (Amaranthaceae). Ann. Bot. Fennici, 36: 137-141
35. RAO K. S., RAJPUT K. S., 2003 – Cambial variants in the roots of *Glinus lotoides* L. and *G. oppositifolius* (L.) A. DC. (*Molluginaceae*). Acta Bot. Hung., 45 (1-2): 183-191 (abstract)
36. TERRAZAS TERESA, 1991 – Origin and activity of successive cambia in Cycas (Cycadales). Am. J. Bot., 78 (10): 1335-1344 (abstract)
37. TIRÉ C., De RYCKE M., De LOOSE D., INZÉ D., Van MONTAGU M., and ENGLER G, 1994 - Extensin gene expression is induced by mechanical stimuli leading to local cell wall strenghtening in *Nicotiana plumbaginifolia.* Planta, 195: 175-181 (abstract)
38. SCHENCK H., 1893 – Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen. II. Schimpers Biol. Mitheil. Trop. 5: 1-271
39. SCHREIBER L., HARTMANN K., SKRABS M., ZEIER J., 1999 - Appoplastic barriers in roots: chemical composition of endodermal and hypodermal cell walls. Journ. Exp. Bot., 50: 1267-1280
40. SEUNG GON WI, JAE SUNG KIM, JIN HONG KIm, MYUNGHWA BAEK, DAEHWA YANG, MYUNG CHUL LEE, BYUNG YEOUP CHUNG, 2004 - Effects of salinity on lignin and hydroxycinnamic acid contents in rice. Korean Journ. Crop. Sci., 49 (5): 368-372 (abstract)
41. SHOWALTER A. M., 1993 - Structure and function of plant cell wall proteins. Plant Cell, 5: 9-23
42. STEVENSON D. W., AND POPHAM R. A., 1973 – Ontogeny of the primary thickening meristem in seedlings of *Bougainvillea spectabilis.* Am. J. Bot., 60: 1-9 (abstract)
43. STEWARD F. C., SUTCLIFFE J. F., 1959 - Plants in relation to inorganic salts. In *Plant Physiology*, *A Treatise*, F.C. Steward [ed.], vol.

2, pp. 253-478, Academic Press, New York
44. ŞERBĂNESCU-JITARIU G., TOMA C., 1980 – *Morfologia şi anatomia plantelor*. Ed. Did. şi Ped., Bucureşti
45. TOMA C., NIȚĂ M., ZAVALECHE V., 1991 – Research of ecological, compared and ontogenetic anatomy upon some infraunits of *Salsola kali* L. An. Şt. Univ. „Al. I. Cuza" Iaşi, s. II a (Biol.), 37: 5-21
46. VAN ANDEL O. M., 1953 - The influence of salts on the exudation of tomato plants. Bot. Neerl., 2: 445-521
47. VAN VLIET G. J. C. M., 1979 – Wood anatomy of the Combretaceae. Blumea, 25: 141-223
48. WAISEL Y., 1972 - *Biology of halophytes*. Academic Press, New York, London
49. WANG L. - W., SHOWALTER A. M., UNGAR. A., 1997 - Effect of salinity on growth, ion content, and cell wall chemistry in *Atriplex prostrata* (*Chenopodiaceae*). Am. J. Bot., 84 (9): 1247-1255
50. WEIGL J., LÜTTGE U., 1962 - Microautoradiographische Untersuchungen über die Aufnahme von $^{35}SO_4^-$ durch Wurzeln von *Zea mays* L. Die Funktion der primären Endodermis. Planta, 59: 15-28
51. WILLERT D.J. V., 1968 - Tagesschwankungen des Ionengehaltes in *Salicornia europaea* in Abhängigkeit vom Sandort und von der Überflutung. Ber. Deutsch. Bot. Ges., 81: 442-449
52. YE Z. H., and VARNER J. E., 1991 - Tissue-specific expression of cell wall protein in developing soybean tissues. Plant Cell, 3: 23-37

Formațiuni secretoare de săruri

Se cunoaşte faptul că sărurile sunt transportate în mod continuu în părțile aeriene ale plantei datorită fluxului neîntrerupt al apei, pe calea țesutului conducător lemnos. La plantele care cresc în habitate saline, acumularea sărurilor poate atinge în anumite momente niveluri ridicate (toxice), ceea ce impune, pentru supraviețuirea speciei, reducerea conținutului de săruri în părțile supraterane ale plantei.

În aceste circumstanțe se impune secreția ionilor din corpul plantei. Cel mai cunoscut mecanism în acest sens este secreția sărurilor prin intermediul glandelor salifere, care reprezintă deci un mijloc eficient de reglare a conținutului mineral la nivelul tulpinilor şi frunzelor. Acesta este, însă, doar unul din mecanismele prin care sărurile sunt îndepărtate din corpul plantei. Sărurile pot fi eliminate şi prin cuticulă, sau prin procesul de gutație. Ele mai pot fi retransportate *via* floem înapoi la nivelul rădăcinilor şi a solului, sau pot fi concentrate în peri localizați la nivelul frunzei.

Secreția sărurilor se conturează, aşadar, ca o strategie adaptativ-ecologică deosebit de importantă, de a cărei eficiență, cum vom vedea, poate depinde capacitatea plantei de se impune într-un anumit habitat, în detrimentul altor specii. După cum anticipasem deja într-un alt capitol, formațiuni secretoare de săruri se întâlnesc mai ales la halofite nonsuculente; am arătat cu acel prilej că suculența este o strategie majoră a halofitelor în lupta lor continuă cu salinitatea ridicată a mediului. Nu se întâmplă ca una şi aceeaşi specie de halofită să exprime concomitent ambele mecanisme de reglare-control al conținutului de săruri. S-ar părea, deci, că sunt mecanisme bine amprentate în evoluția adaptativ-ecologică a halofitelor, şi că treptele de evoluție ar fi diferite.

Glandele salifere au fost identificate şi descrise încă de la mijlocul secolului XIX. Considerate la început hidatode sau chiar glande ce secretă calcar (cretă), acestea erau considerate ca fiind o raritate în lumea plantelor. Se pare că primul care a evidențiat şi a caracterizat aceste glande a fost Licopoli (1865) (cf. Vuillemin, 1887). Ulterior, autori ca Marloth (1887), Volkens (1884) sau Vuillemin (1887) se ocupă de glande, primul la *Tamaricaceae*, al doilea la *Plumbaginaceae*, iar cel de-al treilea la *Plumbaginaceae, Frankeniaceae* şi *Tamaricaceae*. Asta numai dacă ne referim la „pionierii” din secolul XIX ai acestui subiect. Ulterior, cercetări din secolul al XX-lea, precum cele ale lui Schtscherback (1910) sau ale lui Ruhland (1915) aprofundează acest domeniu, accentul începând să fie

treptat deplasat spre structura mai detaliată, spre funcția și semnificația ecologică a acestora.

Frey-Wyssling (1935) (cf. Waisel, 1972) a împărțit transportul substanțelor la exteriorul plantelor în trei categorii:

a. *exkrete*, adică îndepărtarea la exterior a produșilor metabolici finali;
b. *sekrete,* adică transportul la exterior a produșilor metabolici care funcționează în afara organelor plantelor;
c. *rekrete,* adică transportul la exterior al substanțelor absorbite de plantă, dar neasimilate.

Dintre acești trei termeni, doar cel de „rekrete” poate fi folosit pentru secreția sărurilor. Cu toate acestea, prin secreția sărurilor se înțelege, în sensul cel mai larg, transportul ionilor din interiorul la exteriorul corpului plantelor.

Secreția sărurilor este un fenomen comun la câteva genuri de halofite, cum ar fi: *Cressa (Convolvulaceae), Frankenia (Frankeniaceae), Spartina, Chloris, Aeluropus (Poaceae), Limonium, Plumbago, Armeria (Plumbaginaceae), Glaux (Primulaceae), Tamarix, Reaumuria (Tamaricaceae),* precum și la multe specii de mangrove: *Acanthus (Acanthaceae), Avicennia (Avicenniaceae), Laguncularia (Combretaceae), Aegiceras (Myrsinaceae), Ceriops, Bruguiera (Rhizophoraceae), Sonneratia (Sonneratiaceae)*. Formațiunile secretoare de săruri la aceste genuri sunt considerate ca fiind un mecanism eficient pentru secreția excesului de săruri care se acumulează în țesuturile plantelor (Haberlandt, 1914; Helder, 1956; Scholander, 1968; Scholander et al., 1962; 1965; 1966).

Oricum, există multe alte plante care au trichomi, glande, structuri glandulare, însă numai cercetări amănunțite care să stabilească exact natura produșilor secretați vor putea să precizeze dacă aceste structuri pot sau nu să fie catalogate drept formațiuni secretoare de săruri. În plus, a existat în literatura vremii o oarecare inconsecvență și lipsă a unui punct de vedere comun, în ceea ce privește definiția glandelor salifere. Am văzut la capitolul în care am vorbit despre suculență că lipsa uni reper clar în definirea unor structuri poate conduce la interpretări hazardante și eronate atunci când structuri ca traheidele de la *Salicornia* au fost considerate ca fiind glande, secretoare de săruri. Fahn (1988) definea astfel glandele salifere: ”celule epidermice specializate sau trichomi care joacă un rol activ în secreția soluțiilor de săruri minerale și care conțin adesea și substanțe organice.” Pe de altă parte, a persistat o oarecare confuzie între hidatode și glande salifere.

În general, hidatodele sunt recunoscute ca fiind structuri diferite ca grad de specializare, care elimină apa cu soluții la suprafața plantei. Haberlandt (1914) a împărțit hidatodele în două tipuri funcționale:

a. hidatode pasive – cele care au legătură directă cu sistemul conducător, la care secreția este un proces de filtrare în condiții de presiune;
b. hidatode active – cele care nu sunt conectate direct la sistemul conducător, şi care sunt active în procesul secretor;

Stocking (1956) sugera ca hidatodele active să fie asimilate cu glandele salifere; uneori însă nu se face o distincție, în mod deosebit, între glandele salifere şi cele care secretă calcar (cretă) (Metcalfe şi Chalk, 1972).

Atunci când se referă la glandele secretoare ale *Plumbaginaceelor*, Metcalfe şi Chalk (1972) le împart pe acestea în două categorii:

1. Glande de cretă (secretoare de cretă), cunoscute şi ca glande Mettenius sau glandele Licopoli, în general prezente pe sau în depresiunile de pe fața inferioară a frunzei şi tulpinii; uneori, acestea sunt înconjurate de grupe de celule epidermice alungite sau de către peri simpli. Glandele individulale de acest fel sunt alcătuite din 4 sau 8 celule epidermice, dispuse în palisadă, înconjurate de 1 sau 2 straturi, fiecare compus din 4 celule „anexe”. Pereții dintre celulele secretoare ale glandei şi celulele înconjurătoare („anexe”) sunt cutinizați. Organele secretoare de acest tip au fost descrise în general ca glande de cretă, pentru că ele exudează depozite de săruri de calciu şi apă, sărurile de calciu fiind uneori răspândite pe suprafața frunzei sau a tulpinii prin picăturile de ploaie. Cantitatea de săruri de calciu secretată depinde de natura solului, deşi, de exemplu, speciile britanice de *Limonium* investigate de către de Fraine (1916) nu secretă substanțe calcaroase.
2. Glande mucilaginoase, bombate, sunt prezente la diferiți reprezentanți ai familiei *Plumbaginaceae*; cele din axila frunzei şi de la fața superioară a frunzei bazale de *Limonium bellidifolium* şi *L. binervosum*, descrise de către de Fraine (1916), sunt formate dintr-un cap ce stă pe o bază compusă din câteva celule cu pereții duri şi acoperiți de cuticulă.

Referindu-ne la familia *Plumbaginaceae*, trebuie subliniat că una dintre trăsăturile cele mai caracteristice a reprezentanților ei este tocmai prezența acestor glande epidermice, localizate pe frunze şi tulpini, glande care, cum am anunțat deja, secretă mucilagii şi/sau săruri de calciu. De multe ori,

structura acestor glande este interpretată diferit de unii autori, deşi mai degrabă aceste controverse țin de detaliu şi nu neapărat de structura lor fundamentală. Aceste formațiuni au atras atenția botaniştilor încă din a doua jumătate a secolului al XIX-lea, aşa cum vom vedea în cele ce urmează.

Putem spune, de fapt, că secreția şi depozitul de cretă de pe suprafața organelor au fost observate chiar cu mult timp mai înainte de evidențierea şi descrierea acestor glande. Astfel, Bracannot (1830) (cf. Maury, 1886) a fost primul care a încercat să analizeze această substanță minerală secretată de glande, semnalând totodată existența acestor „formațiuni” speciale de secreție. Tratând frunzele mai multor specii de *Statice* cu acid clorhidric, el a obținut o disoluție a substanței secretate, pe care a identificat-o ca fiind carbonat de calciu, în care se aflau în suspensie formațiuni transparente, despre care credea că sunt tocmai „organele” care ar fi produs această substanță carbonată. A fost însă o observație care a rămas mult timp necunoscută botaniştilor de mai târziu.

Primul care a făcut o descriere histologică a acestor „organe” secretoare de carbonat de calciu a fost Licopoli (1867) (cf. Maury, 1886). El a descris într-o manieră completă modul de formare a acestor „organe” la *Limoniastrum monopetalum*, numind producțiile calcaroase ale acestor organe *macchie bianche.* Către extremitatea frunzelor foarte tinere a observat mici mameloane formate din 4 celule, deasupra nivelului epidermei, care circumscriau un spațiu pătrat. Într-un stadiu mai avansat de dezvoltare a putut constata un număr mai mare de celule. Ca urmare a creşterii în grosime a frunzei, aceste celule par să se afunde în epidermă şi spațiul circumscris de acestea devine, de fapt, o cavitate. În centrul şi în partea bazală a acestei cavități, care constituie astfel partea externă a „organului”, se găsesc 4 celule provenind din două diviziuni succesive ale unei celule-mamă primitivă, care vor forma „organul” propriu-zis. Aceste 4 celule se alungesc perpendicular pe epidermă; definitivându-şi întreaga dezvoltare, acestea se separă unele de altele, în aşa fel încât lasă între ele un meat deschis spre exterior, închis spre interior de pereții celulelor care rămân alipite la partea inferioară. Rezultă astfel un „buzunar” (*borsetta*) cu pereții dubli; aceştia sunt mai mult sau mai puțin apropiați unii de alții.

De Bary (1877) a descris acest „organ” secretor într-o manieră diferită. El era de părere că acesta este format din 8 celule, provenite din diviziunile unei singure celule-mamă primitivă. Prin două diviziuni, această celulă este împărțită în patru. Fiecare din acestea se divide la rândul ei din nou, în aşa fel încât una din noile celule are formă triunghiulară şi este internă, iar cealaltă este dreptunghiulară şi periferică.

Volkens (1884) şi Woronin (1885) au preluat descrierile făcute de De Bary (1877), precum şi interpretările acestuia. Se pare că nu cunoşteau rezultatele lui Licopoli, de vreme ce nu se pomeneşte nimic despre interpretările acestuia. Volkens (1885) a păstrat structura de bază, cu 8 celule a acestor glande, arătând că sunt dispuse neregulat şi că au rol de eliminare a apei, fiind „ventile de siguranță”, care intră în acțiune atunci când raportul absorbție/transpirație se modifică. După părerea acestuia, eliminarea surplusului de săruri de calciu are loc sub formă de carbonat acid. La *Statice limonium,* celulele adiacente glandei devin proeminente, formând nişte denivelări conice. Putem urmări reprezentările grafice ale acestor glande, la diferite specii de *Plumbaginaceae*, în figurile 52-58.

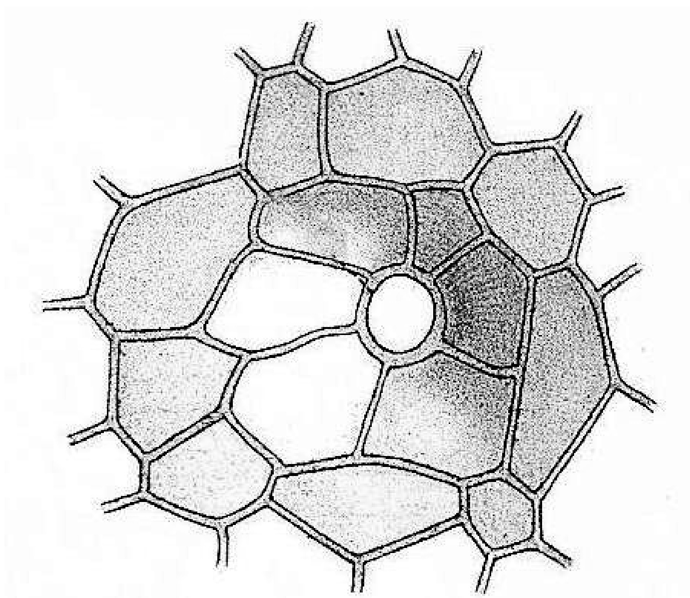


Fig. 52. Structura glandei la *Statice limonium;* văzută de față (după Volkens, 1884)

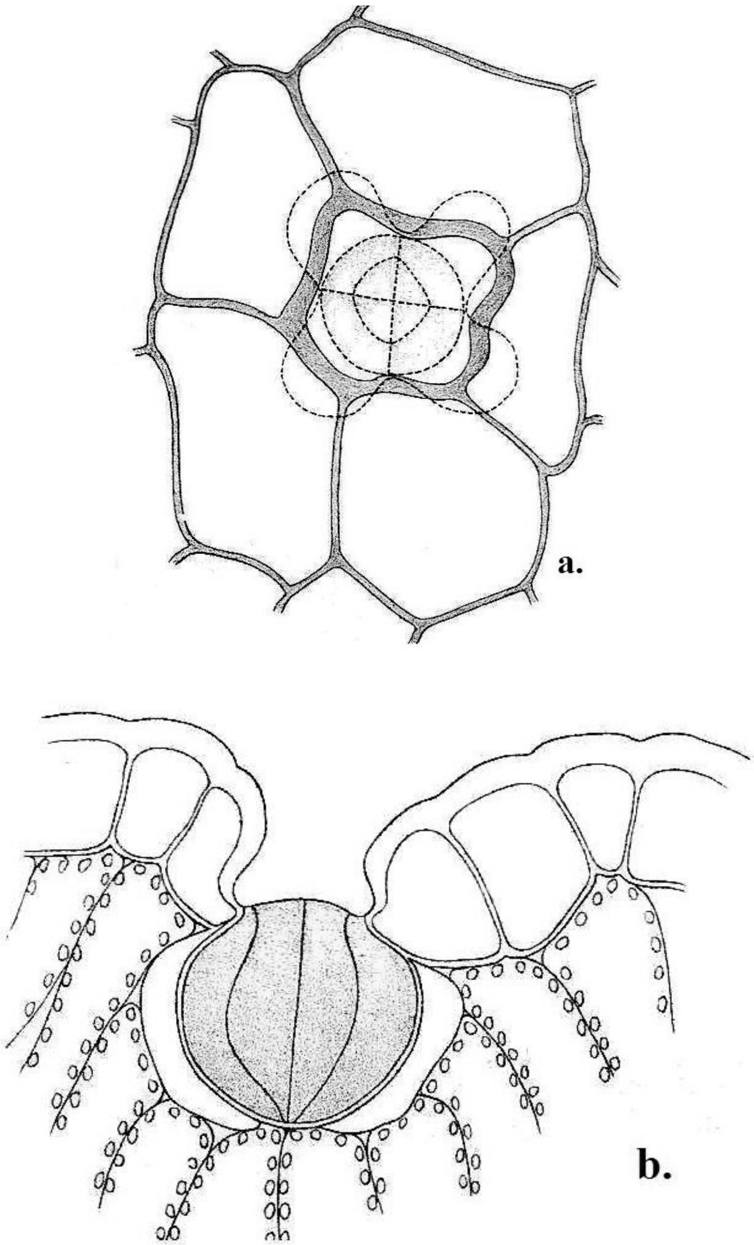


Fig. 53. Structura glandelor la *Limoniastrum monopetalum*: a - văzute de față; b – văzute în secțiune transversală (după Volkens, 1884)

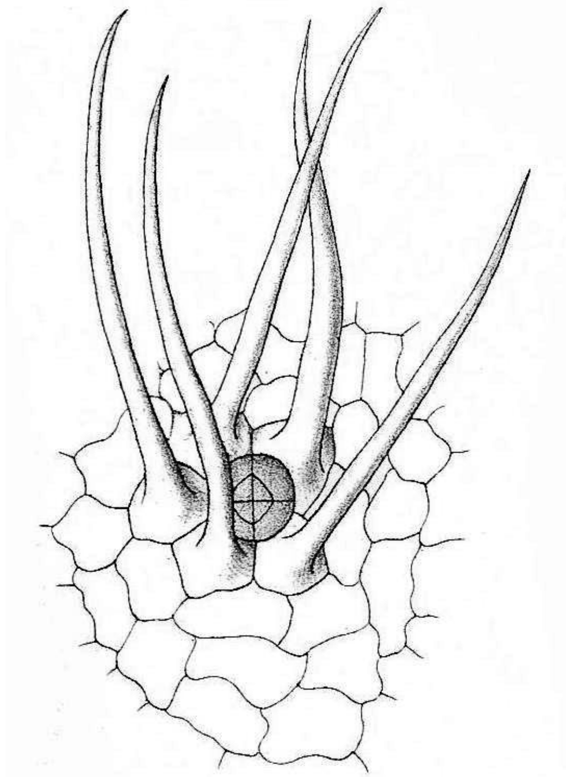


Fig. 54. Structura glandei la *Statice latifolia* (vedere de față) (după Volkens, 1884)

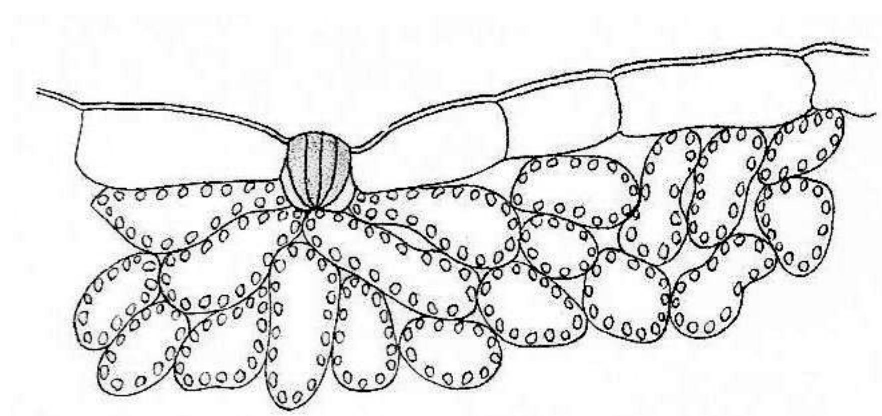


Fig.55. Structura glandei la *Statice occidentalis* (văzută în secțiune transversală) (după Volkens, 1884)

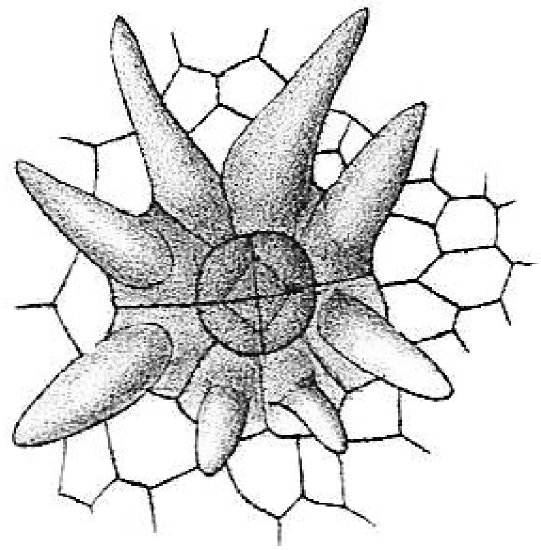


Fig. 56. Structura glandei la *Statice pruinosa* (vedere de față)
(după Volkens, 1884)

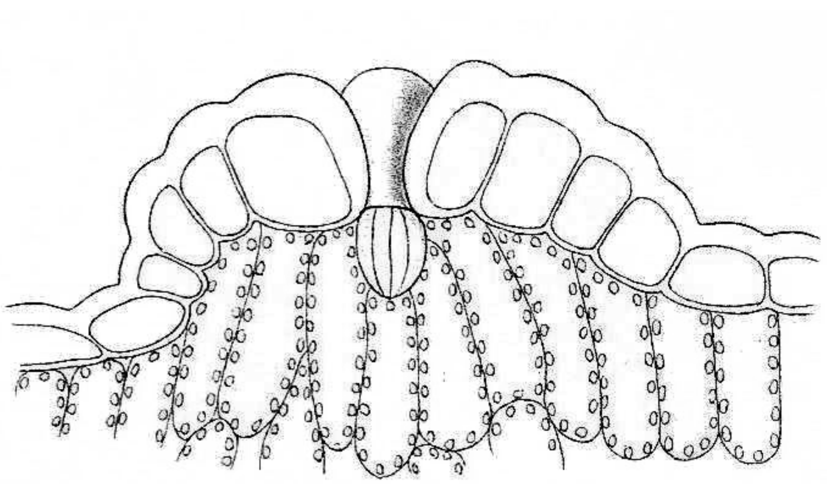


Fig. 57. Structura glandei la *Statice rhodia* (văzută în secțiune transversală)
(după Volkens, 1884)

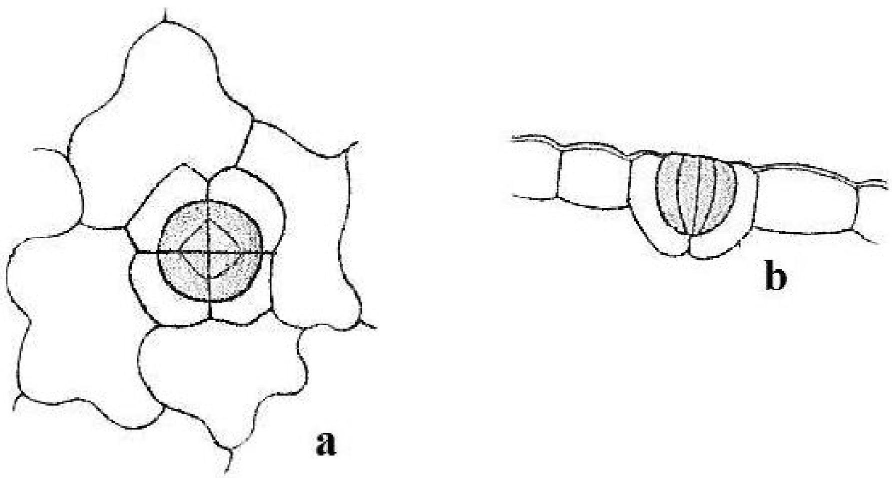


Fig. 58. Structura glandei la *Plumbago larpentae*: a – vedere de față; b – văzută în secțiune transversală (după Volkens, 1884)

Maury (1886) încearcă să explice structura glandelor de la *Plumbaginaceae*, arătând posibilele motive pentru care alți autori au fost de părere că la baza acestor structuri stau 8 şi nu 4 celule. „Organul”, văzut prin fața sa superioară, pe o mică porțiune a epidermei, se prezintă sub forma unui cerc divizat în patru sectoare de două diametre perpendiculare unul pe altul. Fiecare din aceste sectoare *pare* (subl. lui Maury, în text) divizat el însuşi în două de o linie tangențială, mai puțin netă decât a celorlalte sectoare. De fapt, este vorba chiar de peretele intern al fiecărei celule secretoare, care mărgineşte spațiul intercelular central; acest perete corespunde, deci, acestei linii; ceea ce se observă cel mai bine pe o secțiune longitudinală a „organului”. Celulele secretoare sunt curbate, unite între ele prin părțile lor inferioare, dar libere, în rest, pe toată lungimea lor. Deşi substanța produsă se amestecă în acest spațiu intercelular, acesta se dilată pe la mijlocul înălțimii celulelor, ale căror capete superioare rămân apropiate, astfel încât cantitatea de substanță secretată nu este foarte mare. Tensiunea internă a acestor 4 celule provoacă ieşirea produsului prin presiunea exercitată de pereții spațiului intern asupra lichidului. Acest mecanism al eliminării lichidului este corelat de Maury numai cu o structură construită pe 4 celule. Părerea acestui autor este că, dacă ar fi 8 celule, substanța ar fi pur şi simplu exudată de fața externă a „organului”. În altă ordine de idei, de Bary (1877), Volkens (1884) şi Woronin (1855) erau de părere că lichidul calcifer este eliminat la exterior, printr-un simplu fenomen osmotic.

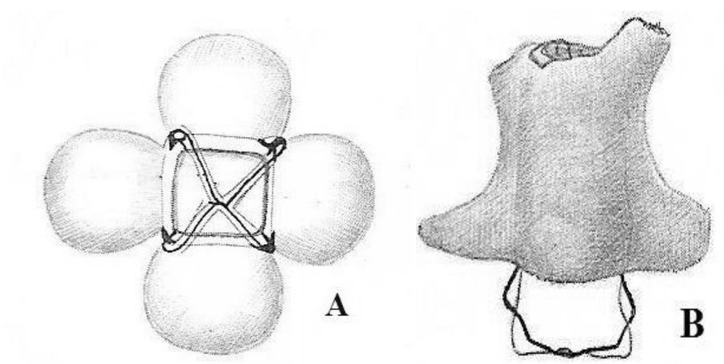
Maury a condus şi o serie de experimente pe unele specii de *Plumbaginaceae*, în special cu privire la formarea şi natura eflorescenţelor albe, formate din filamente foarte fine de săruri, de pe suprafaţa organelor de la *Plumbago capensis* şi *P. zeylandica.* În urma acestor experimente au fost formulate şi câteva concluzii:

1. substanţa minerală secretată de organele Licopoli ia forma unor filamente ca urmare a presiunii exercitate asupra cavităţii centrale a organului de către cele 4 celule secretoare;
2. în condiţiile unei atmosfere umede sau în prezenţa apei (de ploaie, stropiri), substanţa minerală se hidratează, nemaipăstrându-şi forma de filamente, ci luând forma unui mic disc la suprafaţa epidermei;
3. rolul acestei substanţe minerale nu poate fi asimilat decât cu cel al perilor de la alte plante; autorul opinează că este vorba de un rol de reglare a transpiraţiei.

Acest din urmă aspect este argumentat astfel de Maury: plumbaginaceele care trăiesc în medii deşertice sau maritime sunt obligate să suplinească absenţa perilor prin acumularea la suprafaţa lor a unei substanţe minerale. Speciile deşertice, cele de *Limoniastrum*, un anumit număr de *Statice* sunt acoperite de un înveliş calcaros, care le protejează de o transpiraţie prea ridicată. Dovadă că ar putea fi aşa, speciile de *Armeria, Acantholimon,* care trăiesc în zona de munte, sunt afectate într-o măsură mai mică de aceste influenţe. Speciile de *Plumbago* vegetează în cea mai mare parte în locuri umbrite şi astfel „organele” lor Licopoli sunt mai puţin abundente.

Dacă Maury (1886) era foarte convins că poate demonstra structura bazată pe 4 celule a acestor „organe” Licopoli, Vuillemin (1887) afirma că structura cu 8 celule secretoare este foarte uşor de argumentat. Pereţii acestor celule, deşi subţiri, se dizolvă uşor în reactivi; celulele anexe sunt persistente şi limitele lor sunt marcate de margini rezistente şi cutinizate, care se reunesc la baza glandei. Aceste margini sunt carenate şi urmate de două expansiuni laterale, aplicate exact pe linia de legătură care separă celulele anexe. Acestea din urmă formează astfel o barieră neîntreruptă între celulele glandulare, pe de o parte, şi parenchim şi epidermă, pe de altă parte; nici o substanţă nu trece de la unele la altele fără a trece de celulele anexe. Crestele cutinizate au o dispoziţie destul de constantă la diversele genuri ale familiei *Plumbaginaceae;* fiecare dintre acestea este formată dintr-o parte laterală şi una profundă. Partea laterală formează un triunghi cu vârful îndreptat spre interiorul glandei; cele 4 segmente profunde, dispuse în cruce, se află aproape într-un plan paralel cu suprafaţa epidermei.

Spre deosebire de Maury (1886), care afirma că „organele” de la *Limoniastrum monopetalum* sunt pline cu substanțe calcaroase, Vuillemin (1887), investigând aceeaşi specie, nu a pus în evidență acest fapt. El a folosit altă metodă de investigații: a ars un fragment de frunză în potasiu; această acțiune, chiar şi un timp îndelungat, nu modifică produsul calcaros. Epiderma se disociază cu uşurință şi fiecare glandă izolată rămâne aderentă la masa excretată. Procesul de dizolvare a făcut să dispară pereții subțiri care separă celulele glandulare; celulele anexe persistă adesea împreună cu crestele cutinizate care le susțin şi le separă. Examinând acest tip de „schelet” (la *Limoniastrum monopetalum* - Fig. 59 şi *Statice latifolia* – Fig. 60), se poate observa glanda complet liberă, goală, deşi calcarul acoperă fața externă. Concrețiunea mulată pe diverticulele camerei interne (spațiului intern), care precede glanda, este formată din două părți unite printr-o strangulație (constricție); partea externă, etalată la suprafața epidermei, şi cea internă, de formă cvadrilobată, aminteşte chiar de forma glandei propriu-zise.



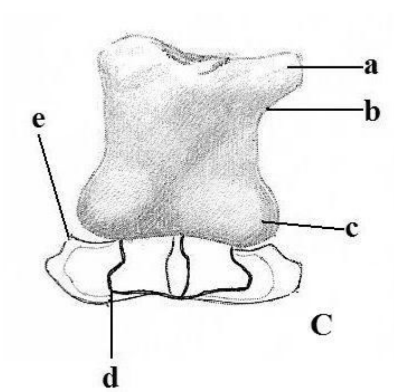


Fig. 59. Structura glandei la *Limoniastrum monopetalum.* A: glandă vazută de sus, debarasată de masa calcaroasă; B: scheletul glandei, lipsit de celulele anexe; C: a - limita externă a cadrului cutinizat ce formează marginea camerei interne; b- orificiul camerei la baza căreia se deschide glanda; c - baza diverticulelor camerei; d - margini cutinizate care susțin glanda; e - extremitatea feței libere a celulelor anexe (după Vuillemin, 1887)

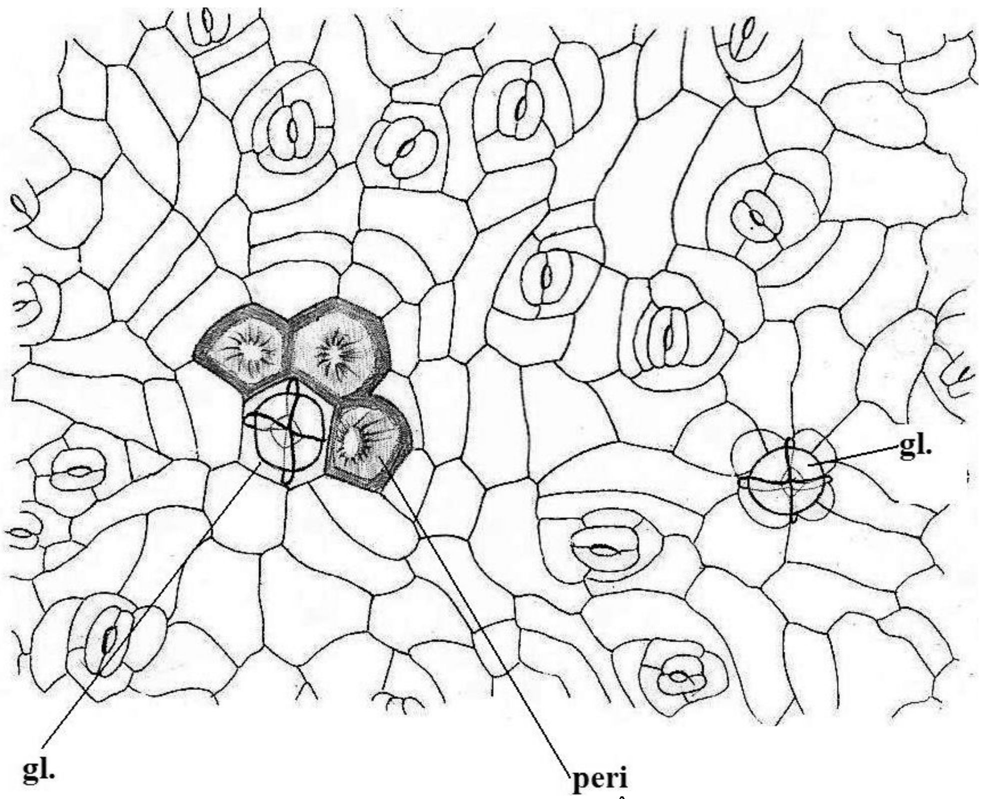


Fig. 60. *Statice latifolia*. Epiderma etalată, văzută de față. În figură sunt reprezentate glande atât „libere” (gl.), cât şi glande însoțite de peri. (după Vuillemin, 1887)

La *Statice imbricata* (Fig. 61: a-e) există 6 celule, separate de pereți oblici foarte subțiri. De fapt, sunt 4 celule glandulare flancate de două celule anexe. Pereții celulozici subțiri care se întind între celulele anexe şi elementele secretoare sunt aproape întotdeauna mascați, în parte, de margini cutinizate. De regulă, celulele glandulare proemină la suprafața frunzei, deoarece celulele anexe sunt afundate între glandă şi porțiunile adiacente ale epidermei.

Celulele parenchimatice capătă o dispoziție în palisadă, cu meaturi foarte reduse, la nivelul glandei (Fig. 61 b). Celulele anexe, în porțiunea unită cu epiderma, au adesea o grosime mult mai mare decât în porțiunea profundă. Celulele epidermice sunt prevăzute cu punctuații atât pe fețele lor laterale (Fig. 61 d), cât şi pe fața lor profundă (Fig. 61 e). Aceste punctuații sunt răspândite uniform pe fețele laterale şi grupate pe cea profundă în suprafețe rotunjite. Aceste suprafețe corespund inserției celulelor parenchimatice; cele opace corespund meaturilor intercelulare.

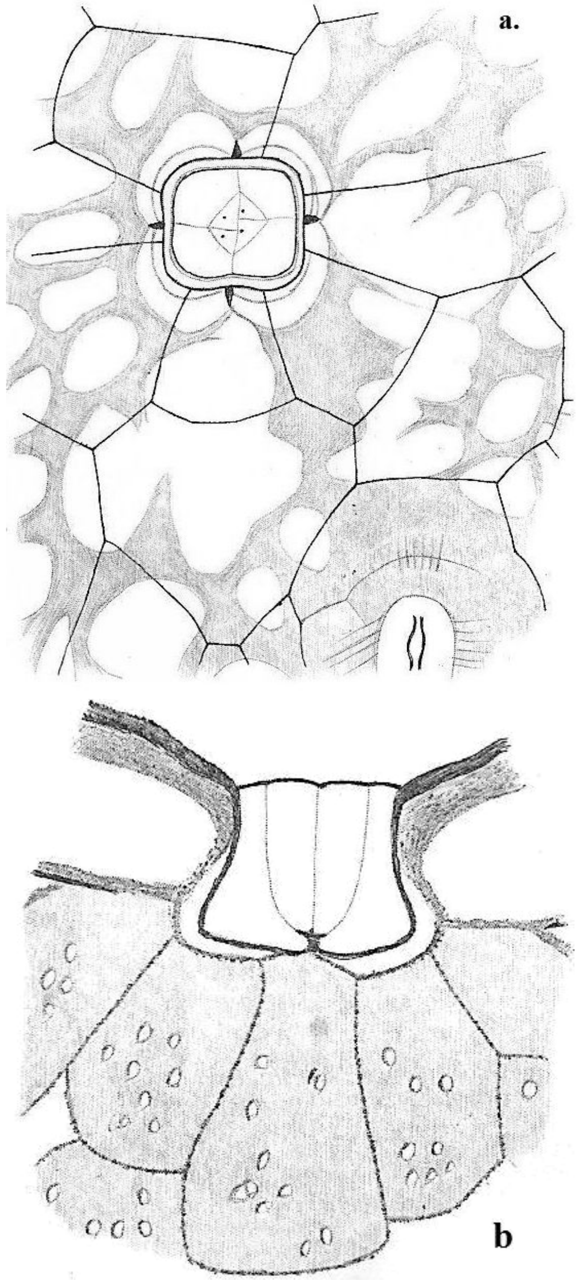
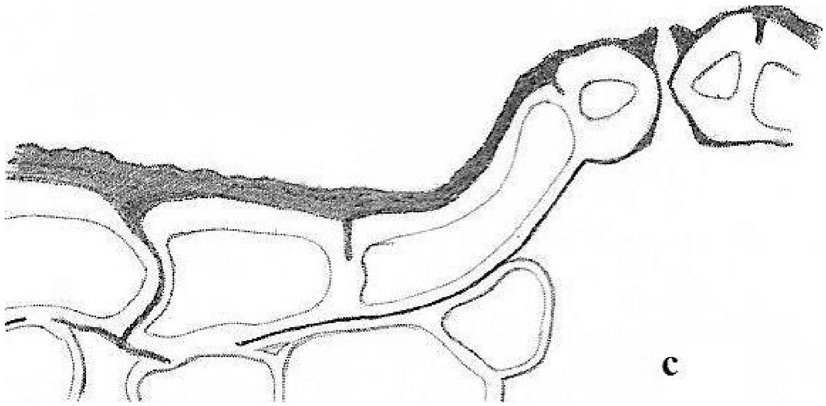


Fig. 61. Glandă secretoare la *Statice imbricata*: a – rețeaua cuticulară a feței profunde a epidermei, continuată în vecinătatea unei stomate; b – glanda în secțiune transversală, cu 4 celule secretoare şi două celule anexe (după Vuillemin, 1877)



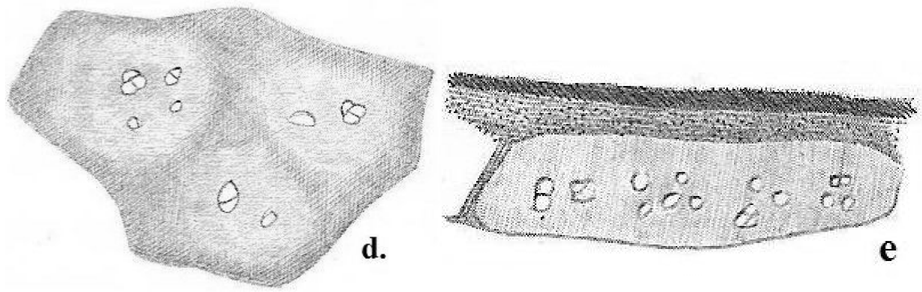


Fig. 61 (continuare). Glandă secretoare la *Statice imbricata* (continuare): c – secțiune transversală evidențiind dispoziția cuticulei în vecinătatea unei stomate; d – fața profundă a unei celule epidermice izolată prin disocierea şi îndepărtarea cuticulei; e – fața laterală a unei celule epidermice (după Vuillemin, 1877)

Cuticula este este întreruptă la nivelul camerelor hipostomatice (Fig. 61 c), deşi este fenestrată în restul întinderii sale.

În general, structura de bază a glandelor evidențiate şi studiate de Vuillemin la speciile de *Plumbaginaceae* se menține constantă. Din cele 8 celule glandulare, numai 4 sunt excretoare. Cele două şiruri de celule sunt uneori asemănătoare prin conținutul lor închis şi fin granular, ceea ce le deosebeşte clar de celulele anexe şi de elementele epidermice sau corticale. Schimburile se realizează cu uşurință între ele, datorită faptului că pereții lor sunt subțiri. Celulele secretoare externe comunică cu uşurință cu celulele anexe, prin osmoză, de-a lungul pereților, care sunt de asemeni subțiri, dar sunt izolate de acestea din urmă prin alte țesuturi ale frunzei. Crestele cutinizate împiedică orice comunicare între celulele parenchimului şi

celulele glandulare, în spațiul interstițial care separă celulele anexe; asigurând o sudură precisă a acestora din urmă, ele previn formarea unui meat la nivelul lor. La speciile la care celulele anexe sunt foarte dezvoltate şi sudate lateral pe o porțiune din întinderea lor, ca la *Limoniastrum guyonianum* (Fig. 62), o placă cuticulară pătrunde între ele şi se bifurcă la fața lor externă, în aşa fel încât să prevină dezlipirea pereților. Celulele anexe sunt în legătură cu celulele epidermice şi cu celulele parenchimatice; reprezentând puntea de legătură între țesuturile frunzei şi glandă; din acest punct de vedere se comportă ca şi celulele bazale ale perilor glandulari.

Autorul sus citat consideră cele două structuri anatomice, glanda şi părul, ca fiind omoloage. Celulele anexe ar corespunde piciorului, iar celulele secretoare, capului unui păr glandular; însă unul care a suferit o scurtare extremă.

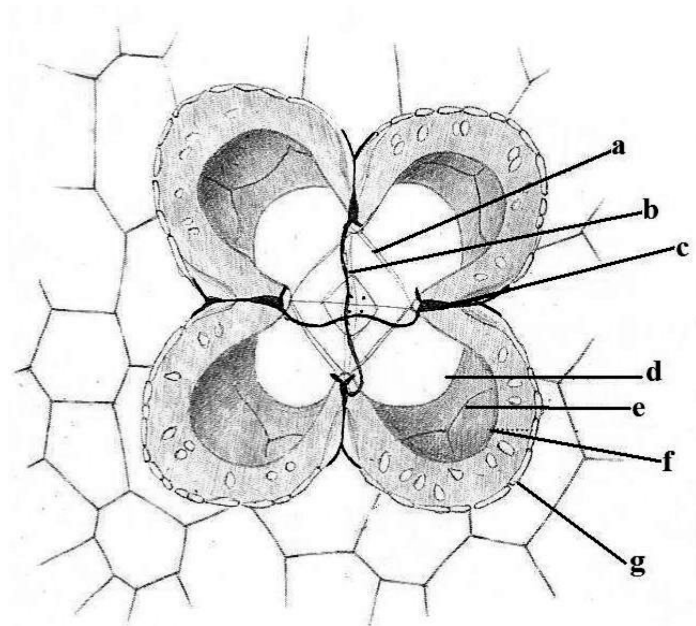


Fig. 62. Structura glandei la *Limoniastrum guyonianum:* a – cadrul ce delimitează suprafața liberă a celulelor secretoare; b – creste cutinizate care susțin glanda; c – prelungirea crestelor între celulele anexe; d – orificiul camerei la baza căreia se deschide glanda; e – limita externă a cadrului cutinizat ce formează marginea camerei; f – baza diverticulelor camerei; g – porțiunea cea mai externă a celulelor anexe (după Vuillemin, 1887)

Porțiunea superficială a celulelor glandulare se deosebește de ceilalți pereți printr-o cutinizare totală. Placa cutinizată a fost observată cel mai bine pe o epidermă văzută de față. La *Statice tatarica* (Fig. 63), profunzimea camerei care precede glanda (care are aproape aceeaşi grosime cu cea a epidermei) şi placa se găsesc la nivelul feței profunde a acestui strat. Tratând epiderma cu o soluție de clor-iod, autorul a observat-o sub forma unei lame violete, întreruptă de discuri galbene (ce corespund glandelor). Fiecare disc lasă încă impresia a doi pereți despărțitori, dispuşi în cruce şi a 4 pereți dispuşi în romb. Suprafața este de asemeni împărțită în 4 triunghiuri, apropiate de centru, şi 4 trapeze vecine la periferie.

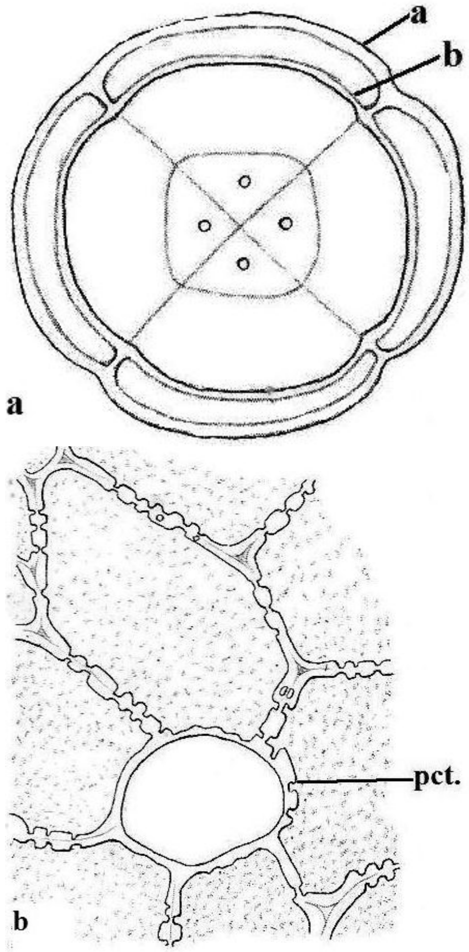


Fig. 63. *Statice tatarica*. (a): cuticula de la fața externă a glandei. a - orificiul camerei la baza căreia se deschide glanda; b – cadru ce delimitează suprafața liberă a celulelor secretoare; (b): punctuațiile pereților celulelor; pct – punctuații care fac legătura între celulele epidermice şi celuleleanexe ale glandei (după Vuillemin, 1887)

Solereder (1899) a împărțit glandele plumbaginaceelor în două categorii:

1. glande calcifere (Licopoli), situate pe limbul şi pe ramificațiile tulpinii; ele elimină carbonat acid de calciu;
2. glande mucilaginoase, situate pe limb;

Glandele calcifere sunt formate din 8 sau 4 celule alungite; conținutul lor este format dintr-o citoplasmă densă, fin granulată. Complexul format din 8 celule este delimitat spre interior de o „căciuliță" dublă, formată din câte 4 celule anexe, aranjate în aşa fel încât în secțiune superficială se observă ca anexe semilunare (Fig. 64). Celulele acestei „căciulițe" au pereții suberificați şi ating uneori nivelul celulelor glandulare, putând fi observate ca un cerc format din 4 celule. Aceste glande ar avea rol în excreția apei; o dată cu apa, însă, ele excretă şi săruri de calcar, eliminat sub formă de $CaCO_3$. Cantitatea excretată variază în funcție de specie şi de compoziția solului. Rolul fiziologic al acestor glande se referă, deci, la apărarea împotriva transpirației excesive, precum şi la reducerea pierderilor de apă.

După cum anticipasem deja, nu a existat o concordanță deplină în ceea ce priveşte structura acestor glande, mai ales când ne referim la numărul celulelor care intră în componența glandei.

Conform altor păreri, glanda de la *Limonium* ar fi formată dintr-un complex format de 16 celule (Fig. 65); patru celule sunt secretoare, aranjate în cerc, fiecare ocupând un sfert din acest cerc. Fiecare celulă este însoțită la exterior de o celulă adiacentă mică. Atât celulele secretoare, cât şi cele adiacente sunt înconjurate de două straturi de celule în formă de cupă, fiecare format din 4 celule mari, aranjate la fel ca şi celulele secretoare (Ruhland, 1915; Ziegler şi Lüttge, 1966). Partea superioară a glandei şi celulele epidermice înconjurătoare sunt acoperite de o cuticulă groasă. Peretele extern al stratului cel mai extern de celule cupuliforme este de asemeni intens cutinizați izolând astfel, parțial, glanda. Procesul de cutinizare nu este limitat doar la aceşti pereți, ci se extinde, într-o măsură mai mică, şi la pereții adiacenți, cu care se află în contact. În acest fel se formează o structură rigidă sub nivelul epidermei, în care este înglobată glanda.

Pereții celulelor glandulare sunt prezăzuți cu pori în câteva locuri. De regulă, există un singur por (de aproximativ 1 μ în diametru) în cuticula care acoperă vârful fiecărei celule secretoare (Fig. 66). Cantitatea totală de lichid secretat de glandă trece prin aceşti pori mici.

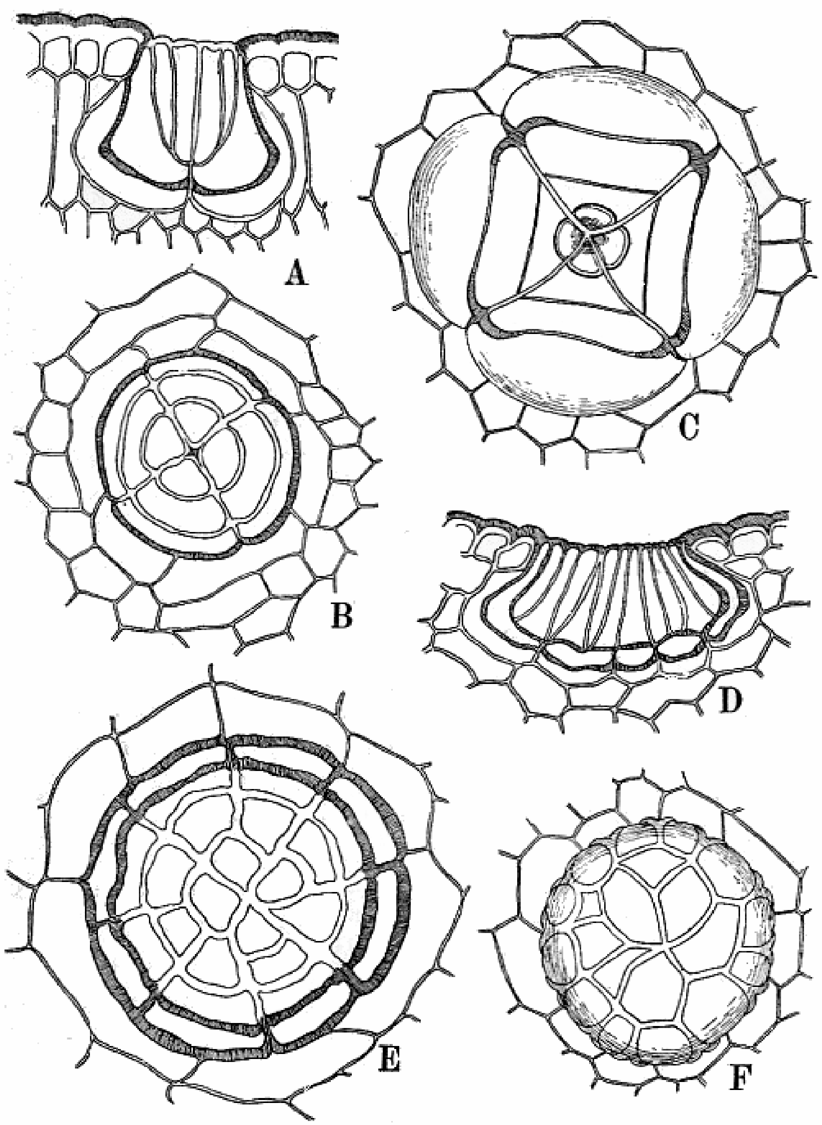


Fig. 64. Structura glandelor la *Aegialitis annulata.* (A, D: în secțiune transversală; B,C, E, F, în secțiune superficială) (după Solereder, 1899)

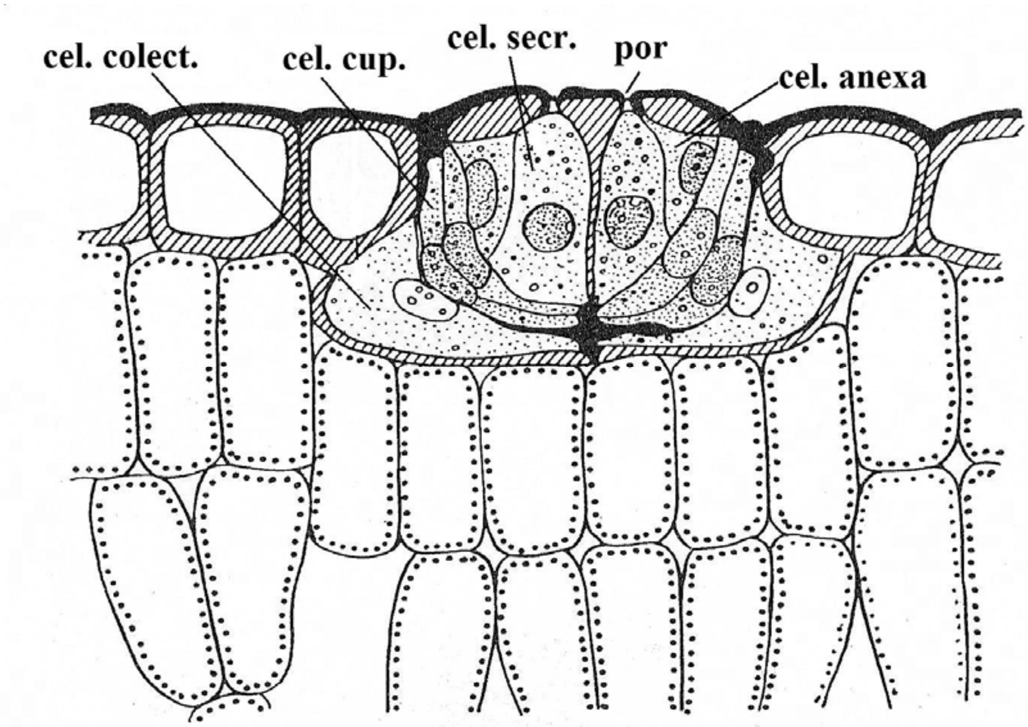
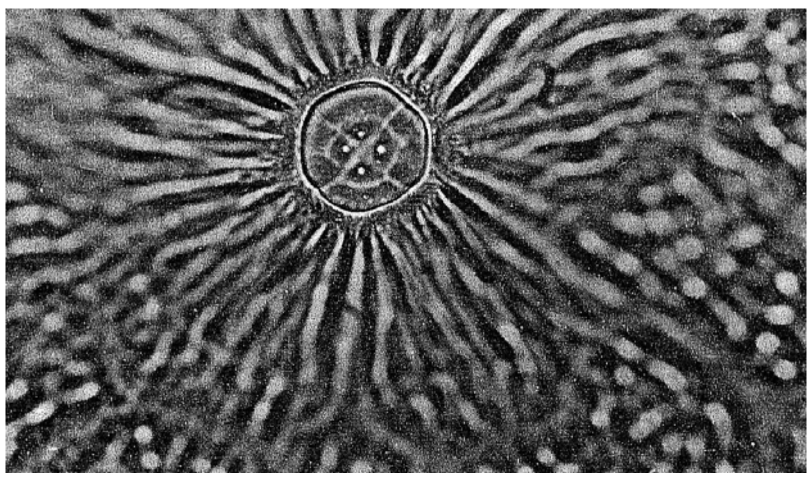


Fig. 65. Secțiune transversală prin glanda de la *Limonium gmelini:* cel. secr. – celulă secretoare; cel. cup. – celulă în formă de cupă; cel. anexă - celulă anexă (adiacentă); cel. colect. – celulă colectoare (după Ruhland, 1915)


Fig. 66. Pori localizați în fiecare din celulele secretoare de la *Limonium latifolium* (după Waisel, 1972)

Cu toate acestea, prezența acestor pori nu înseamnă că citoplasma celulelor secretoare este în contact cu atmosfera, deoarece este încă protejată de peretele celular. S-a demonstrat că, de fapt, compoziția chimică a celulozei din peretele celular de lângă pori este diferită de restul masei celulozice (Helder, 1956).

Pori mari se găsesc şi în pereții celulelor glandulare adiacente țesuturilor asimilatoare ale frunzelor. Prin aceşti pori se asigură contactul cu 4 celule extraglandulare mari, numite celule colectoare. Fiecare din aceste celule glandulare este de obicei în contact cu câteva celule obişnuite ale mezofilului. Probabil că funcția principală a acestor celule este transportul ionilor de la mezofil la glandă. Celulele glandulare diferă de celulele obişnuite ale mezofilului prin formă şi dispoziție. Ele au o citoplasmă cu granulații dense, cu un nucleu mare şi pereți subțiri. În locul unei vacuole centrale există un număr mare de vacuole mici, precum şi diferite organite. Asta este valabil mai ales pentru cele 4 celule secretoare. Lângă pori se găsesc adesea nuclei, mai ales în locurile susceptibile de a fi implicate în transportul ionilor. Din acest punct de vedere ele sunt asemănătoare celulelor epidermice, putând fi uşor deosebite de masa țesutului fundamental.

În cele mai multe situații, glandele de la speciile de *Plumbaginaceae* sunt răspândite pe aproape toate părțile aeriene ale plantei, dar mai ales pe frunze. La *Statice pruinosa*, numărul glandelor de pe tulpină depăşeşte pe cel de pe frunze, unde sunt mai puține glande decât stomate. În plus, glandele de la această specie sunt localizate în vârful unor structuri speciale (Fig. 67). La *Statice gmelini*, numărul glandelor reprezintă cam a zecea parte din numărul de stomate (Ruhland, 1915). Prezentăm, în tabelul 11, numărul şi distribuția glandelor la diferite specii.

La toate speciile investigate de diferiți autori, formarea glandelor este inițiată încă din stadii timpurii ale dezvoltării frunzei şi diferențierea lor se încheie mult mai devreme decât diferențierea altor țesuturi foliare. Asta ar putea să sugereze importanța lor specială în dezvoltarea „organului" (Helder, 1956). Asupra ontogenezei unor asemenea structuri vom reveni ceva mai târziu.

Celulele glandelor salifere diferă din multe puncte de vedere de cele ale celulelor epidermice înconjurătoare, precum şi de cele parenchimatice. Celulele glandulare sunt lipsite de o vacuolă centrală, iar numărul mitocondriilor şi al altor organite este mult mai ridicat. Aceste trăsături ar putea sugera că celulele glandulare nu funcționează inițial ca organe „acumulatoare", ci mai degrabă ca celule de tranzit. Sărurile sunt

transportate la exterior prin mecanisme specifice, consumatoare de energie, care provine din activitatea mitocondriilor.

		Numărul de glande/cm^2 **FRUNZĂ**			**TULPINĂ**
Familia	Specia	**Epiderma superioară**	**media**	**Epiderma inferioară**	Ref.
Plumbaginaceae	*Statice gmelini*	**722**		**644**	a
	S. bellidifolia	**960**		**830**	b
	S. binervosa	**750**		**1240**	b
	S. sinuata	**700**		**1200**	c
	S. graeca	**1100**		**900**	c
	S. pruinosa	**1900**		**1300**	4000 c
	Limonium latifolium	**3300**		**2900**	c
	Plumbago capensis	**2900**		**2100**	300 c
	P. europaea	**1500**			c
	Limonium vulgare	**3066±272**		**2952±246**	f
	Limoniastrum monopetalum	**1979**		**2406**	e
	Armeria maritima	**565±37**		**548±35**	f
Poaceae	*Spartina sp.*		**1400**		d
	Aeluropus littoralis		**4800**		c
	Spartina anglica	**1270±123**		**1144±114**	f
Tamaricaceae	*Tamarix aphylla*		**2300**		c
	T. jordanis		**2200**		c
	T. tetragyna		**1900**		c
	Reaumuria palestina		**2300**		c
Avicenniaceae	*Avicennia marina*	**2100**			c
Primulaceae	*Glaux maritima*	**860±53**		**742±48**	f

Tabelul nr. 11: Ref. (referințe) - a – Ruhland, 1915; b – de Fraine, 1916; c – Waisel, 1972; d – Skelding șiWinterbotham, 1939; e – Batanouny și Abo Sitta, 1977; f – Rozema și Gude, 1981



Fig. 67. Glande localizate pe tulpina de la *Statice pruinosa* (după Waisel, 1972)

În unele situații, însă, concentrația ionilor în celulele glandulare poate să fie ridicată în comparație cu celulele adiacente.

De fapt, există multe asemănări între procesele de transport activ care operează la nivelul glandelor şi cele care activează în alte organe sau țesuturi.

Structurile care controlează transportul ionilor, analoage benzilor caspariene din endoderma rădăcinilor, au fost evidențiate şi la nivelul glandelor. Unele din celulele glandulare sunt caracterizate prin pereți cutinizați şi suberificați, mai ales cei care limitează celulele parenchimatice obişnuite. În unele locuri, citoplasma este conectată strâns la aceste benzi, exact ca şi în cele caspariene.

La *Limoniastrum monopetalum*, specie din regiunile saline şi deşertice ale Egiptului, au fost evidențiate de asemeni două tipuri de glande: de cretă (salifere) şi mucilagigene (Batanouny şi Abo Sitta, 1977).

Glandele de cretă sunt prezente pe ambele fețe ale frunzei (Fig. 68), ca şi pe tulpinile tinere (Fig. 69). Numărul acestora este de 2135/cm^2 pe fața inferioară şi de 1955/cm^2 pe fața superioară a frunzei. La plantele din medii puternic saline, numărul acestora creşte: 2406/cm^2 pe fața inferioară şi 1979/cm^2 pe fața superioară. Şi suprafața foliară variază la indiviz din habitate diferite; 108 mm^2 în habitate puternic saline şi 196 mm^2 în cele mai puțin saline. La plantele transplantate în sere, în condiții de salinitate scăzută şi de umiditate adecvată, suprafața frunzei este de 205 mm^2, având 1759 glande/cm^2 pe epiderma inferioară şi de 1373 glande/cm^2 pe epiderma

superioară. De asemeni, a fost evidențiat un număr mai redus de glande decât cel al stomatelor.

Glandele salifere (de cretă) sunt situate sub nivelul celulelor epidermice, ceea ce pare să faciliteze reținerea masei excretate (Fig. 70). Batanouny (1973) a stabilit că structura acestora este formată din 12 celule, înconjurate de 4 celule anexe („Nebenzellen." , în orig.). Cele 12 celule secretoare sunt aranjate în grupe de câte 4 celule fiecare, separate prin pereți groşi, în unghi drept unul față de celălalt şi perpendiculare pe suprafață (Fig. 71). Cele 4 celule anexe înconjoară celulele secretoare. În vârful glandei se află un por înconjurat de o deschidere transversală la suprafața frunzei. Cele 12 celule glandulare au pereții extrem de groşi, exceptând, într-o mică măsură, pereții adiacenți bazei glandei; celulele glandulare sunt lipsite de vacuolă centrală, având citoplasmă granulară şi nucleu mare. Peretele extern al celulelor anexe este puternic cutinizat. De asemeni, fețele superioare ale glandei şi celulele epidermice înconjurătoare sunt acoperite de o cuticulă fină.

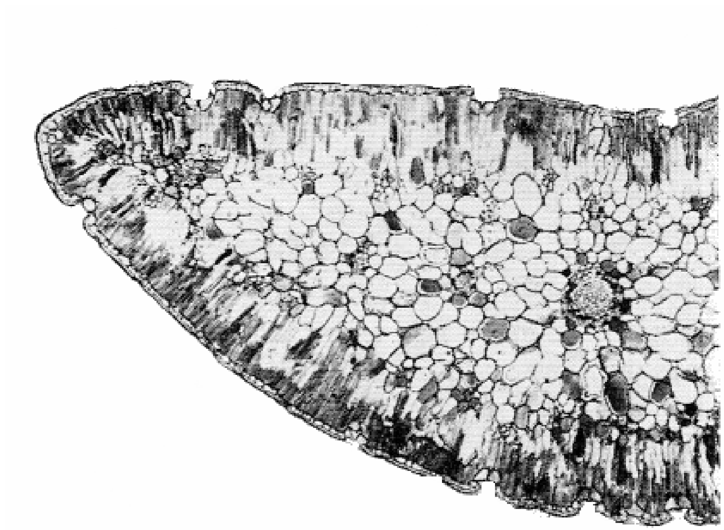


Fig. 68. Glande salifere pe ambele fețe ale limbului foliar, de *Limoniastrum monopetalum* (după Batanouny şi Abo Sitta, 1977)

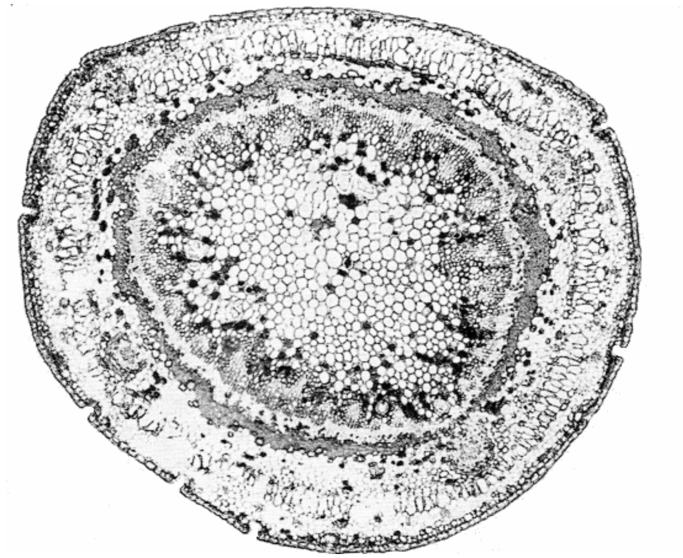


Fig. 69. Glande salifere sub nivelul epidermei în tulpina de *Limoniastrum monopetalum* (după Batanouny şi Abo Sitta, 1977)

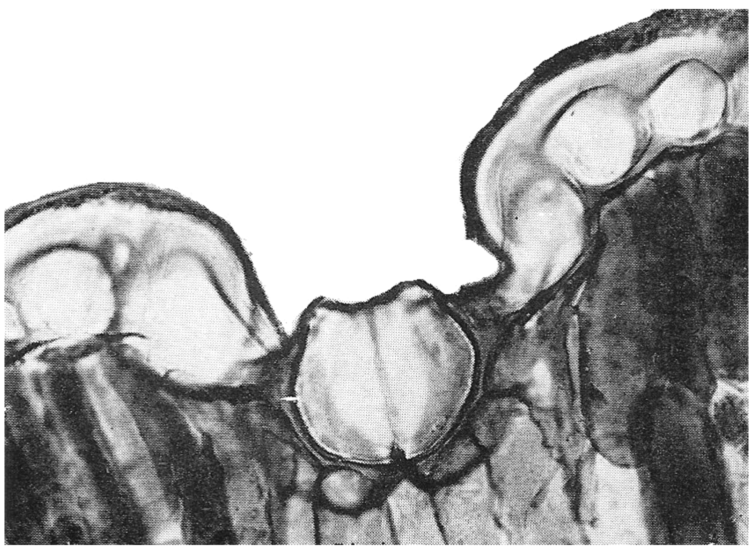


Fig. 70. Secţiune transversală prin limbul foliar de *Limoniastrum monopetalum;* se poate observa cu uşurinţă cuticula din jurul glandei (după Batanouny şi Abo Sitta, 1977)

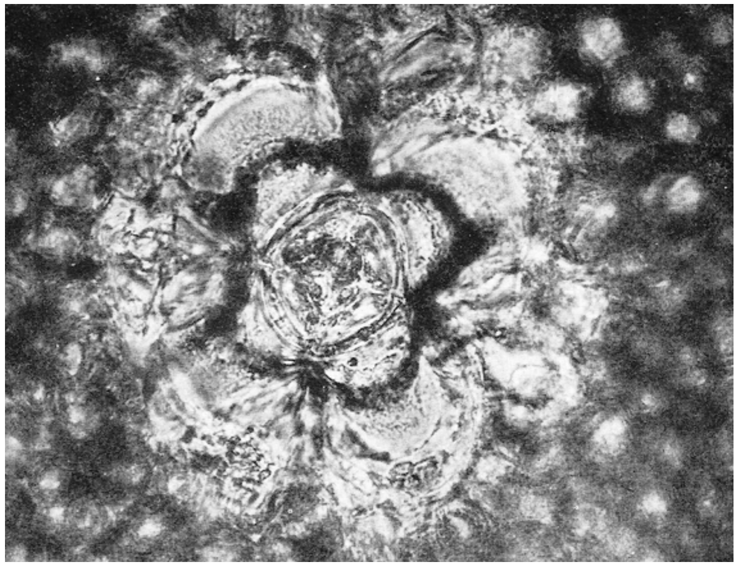


Fig. 71. Glandă de cretă văzută de față, la *Limoniastrum monopetalum* (după Batanouny şi Abo Sitta, 1977)

Glandele mucilagigene, la aceeaşi specie, sunt răspândite la baza tecii foliare, pe fața sa superioară, în contact cu tulpina. La fața inferioară (externă) există glande de cretă. Glandele mucilagigene sunt abundente la baza tecii şi sunt mai puțin numeroase pe măsură ce ne îndepărtăm de aceasta, până ce sunt înlocuite de glandele salifere (de cretă). Aceste glande sunt localizate deasupra nivelului epidermei, pe un fundament (soclu) format din câteva celule solide (Fig. 72). Celulele secretoare variază ca număr şi pot fi: prismatice, columnare sau conice. Celulele glandulare sunt înconjurate de celule anexe mari, nesecretoare. Glanda este conturată de un strat cutinizat. Văzută de față, glanda mucilagigenă are un contur circular sau oval (Fig. 73).

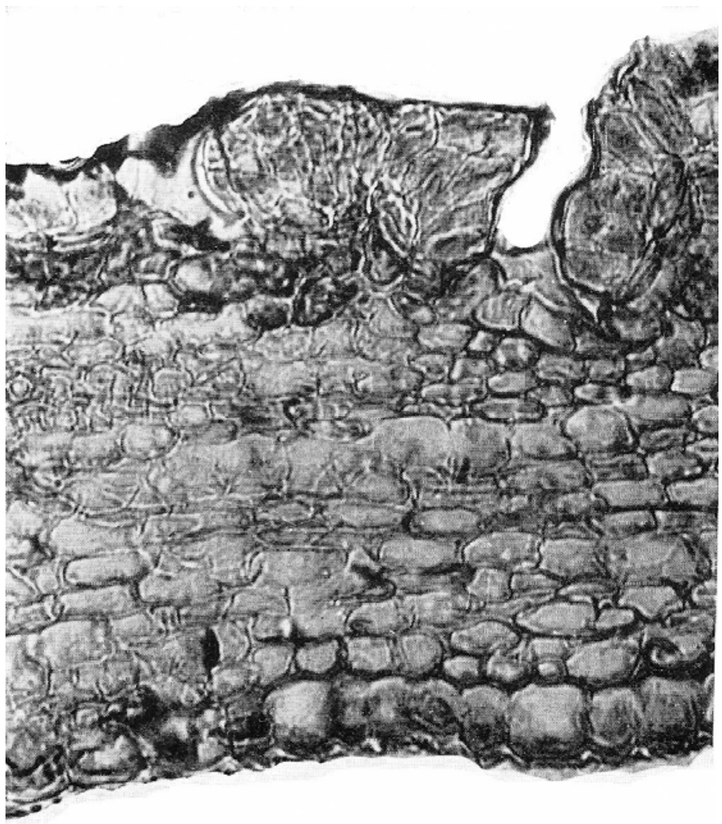


Fig. 72. Secțiune transversală prin teaca frunzei de *Limoniastrum monopetalum* (după Batanouny şi Abo Sitta, 1977)

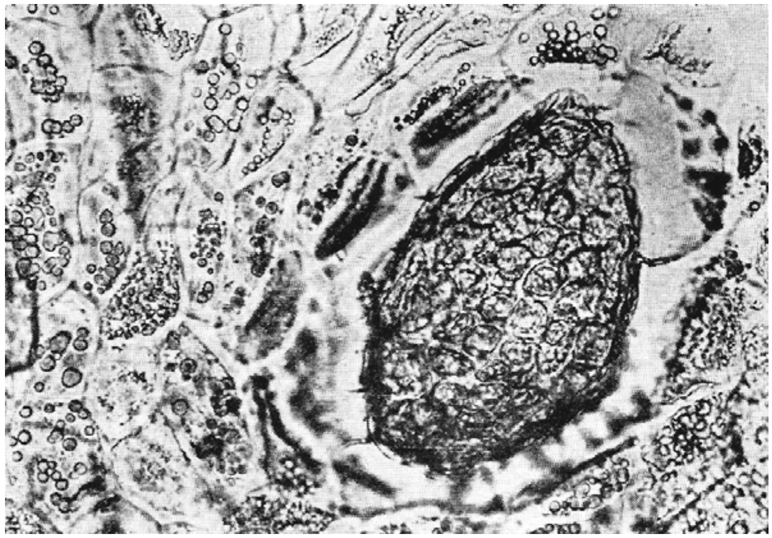


Fig. 73. Glandă mucilagigenă, văzută de față, la *Limoniastrum monopetalum* (după Batanouny şi Abo Sitta, 1977)

Secreția produsă de glandele mucilagigene apare pe suprafața frunzei sub formă de „tuberculi" albicioşi, care dispar dacă sunt tratați cu acid hidrocloric. Prin intermediul acestor glande este eliminat excesul de săruri din corpul plantei. Prezența acestor secreții pe suprafața organelor responsabile cu transpirația ar putea fi un mecanism prin care planta îşi reduce consumul de apă.

La noi, glandele salifere au fost studiate de Moțiu şi colab. (1987) la *Limonium gmelini* (Fig. 74); autorii au arătat că în epiderma organelor aeriene sunt prezente „organele" Licopoli (cu rol în secreția carbonatului de calciu), reprezentate de complexe octocelulare, şi glande mucilagigene foarte rare.

Alte glande salifere care au reținut atenția, pe lângă cele ale plumbaginaceelor, sunt cele care apar la *Tamarix*, în special la *Tamarix aphylla* (Brunner, 1909; Decker, 1961; Campbell şi Strong, 1964; Thomson şi Liu, 1967; Fahn, 1967; Waisel et. al., 1966; Shimony şi Fahn, 1968; Thomson, Berry, Liu, 1969; Campbell, Thomson, Platt, 1974).

La *Tamarix aphylla*, glanda este formată din 6 celule secretoare cu citoplasmă densă şi din 2 celule extraglandulare, colectoare, intens vacuolate (Fig. 75). Celulele secretoare sunt prevăzute cu o „teacă" cuticulară, exceptând câteva porțiuni din pereții celulari, care servesc la conectarea cu celulele colectoare. Prin aceste porțiuni, plasmodesmele trec

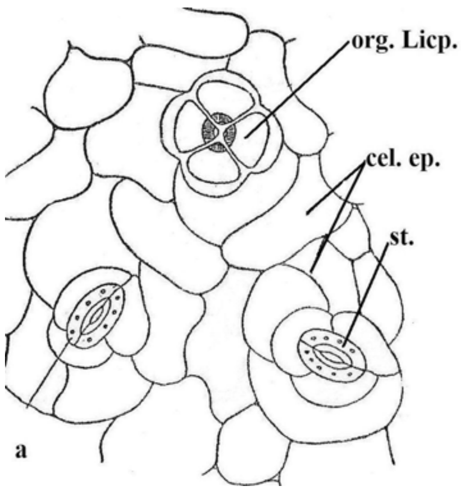
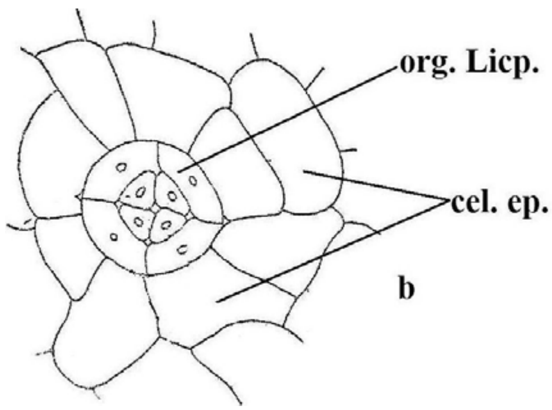
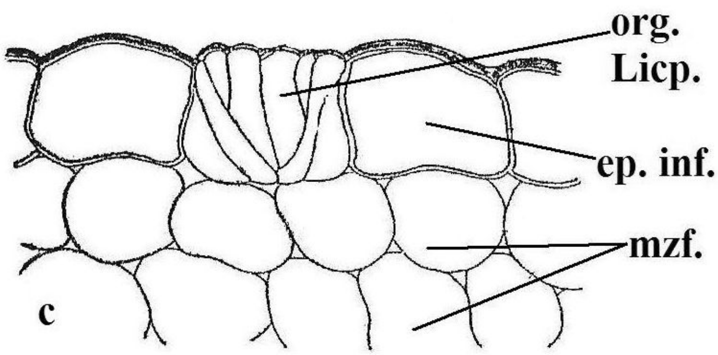


Fig.74. Glande salifere la *Limonium gmelini*: (a): epiderma foliară văzută de față; (b): „organul” Licopoli; (c): secțiune transversală prin limbul foliar; org. Licp.- organul Licopoli; cel. ep. – celule epidermice; mzf. – mezofil (după Moțiu şi colab., 1987)





şi conectează citoplasmele de la două grupe de celule. Aceste porțiuni din pereții celulari, care sunt străbătute de plasmodesme, formează ceea ce se numeşte *zonă de transfuzie*.

La *Tamarix pentandra*, glanda este formată din 6 celule secretoare, cu citoplasmă granulară şi nucleu mare, şi două celule interne, colectoare, vacuolizate; în acest caz glanda se formează dintr-o singură celulă protodermică (Campbell şi Strong, 1964).

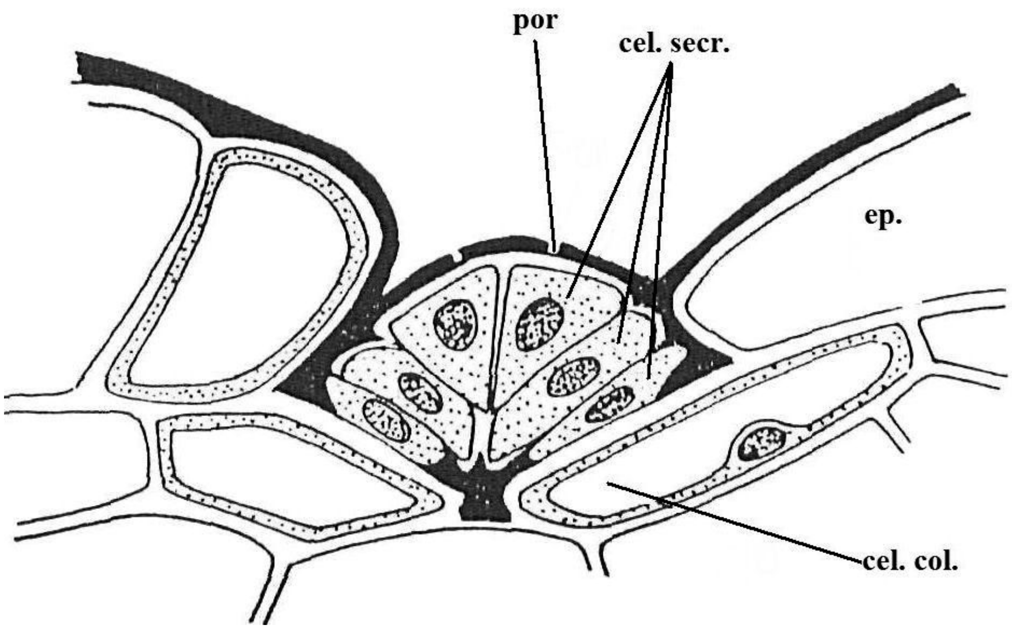


Fig. 75. Glanda saliferă de *Tamarix aphylla*: cel. secr. – celulă secretoare; ep. – epidermă; cel. col. – celulă colectoare (după Fahn, 1988)

Din punct de vedere ultrastructural, glandele de la *Tamarix* fac parte din grupa celor la care una din trăsăturile caracteristice este faptul că sunt aproape în întregime înconjurate de cuticulă, cu excepția unor mici zone, cele de transfuzie, aflate între cele mai interne celule ale glandei şi celulele subbazale (Thomson, 1975). Cuticula este adesea separată de pereții celulelor secretoare, de-a lungul suprafeței externe a glandei (Fig. 76), lăsând o cavitate mare, în general electronotransparentă, sau compartimentul colector dintre celulele secretoare şi cuticulă. Au fost evidențiați pori conținând material dens, în stratul cuticular de la *Tamarix* (Thomson şi Liu, 1967; Shimony şi Fahn, 1968).

Deosebit de importantă, în sensul înțelegerii mecanismului secreției, este observația conform căreia pereții celulelor colectoare sau ai celulelor

subbazale nu par să fie cutinizați în nici un punct sau în apropierea zonei de transfuzie.

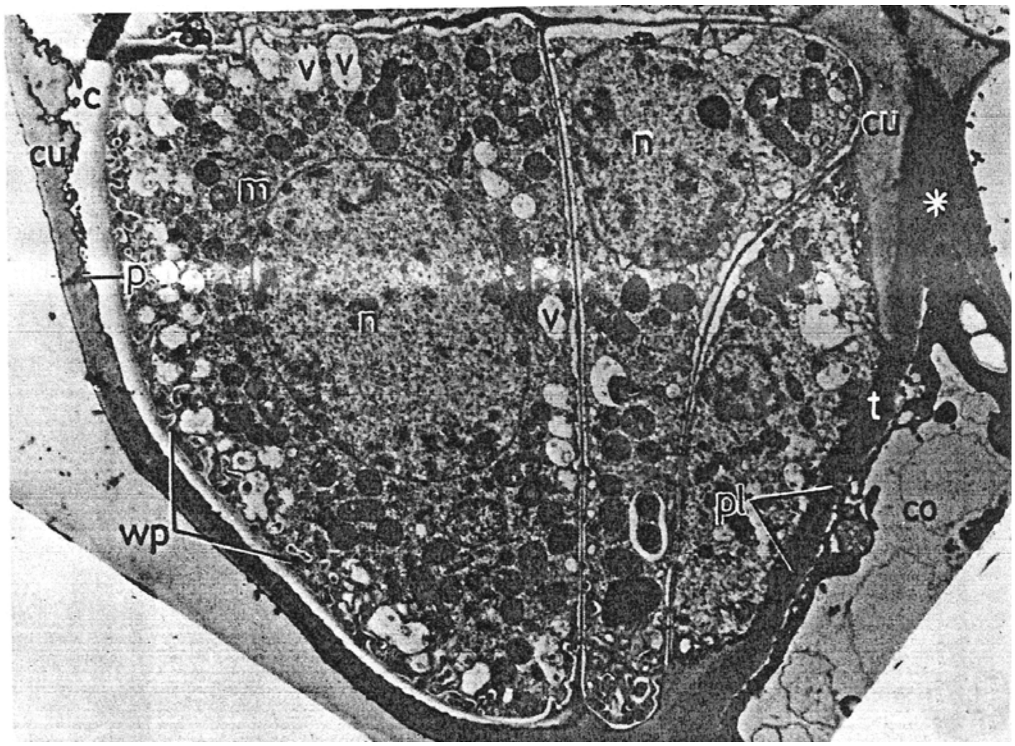


Fig. 76. O porțiune din glanda de *Tamarix aphylla* (co – celulă colectoare; c – compartiment colector; cu – cuticulă; m – mitocondrii; n – nucleu; p – por; v – vacuolă; wp – protuberanță a peretelui; pl – plasmodesme; t – zonă de transfuzie) (după Thomson, 1975, x 5800)

O altă trăsătură ultrastructurală a acestor glande de la *Tamarix* este faptul că există plasmodesme în pereții zonei de transfuzie, între celulele secretoare interne și celulele colectoare. Celulele secretoare sunt de asemeni interconectate prin intermediul plasmodesemlor. În unele cazuri, apar numeroase protuberanțe ale peretelui de-a lungul pereților celulelor secretoare.

Protuberanțele de la *Tamarix* sunt abundente în celulele secretoare externe, reduse într-o oarecare măsură la cele din mijloc și absente, în principiu, la celulele secretoare interne.

Celulele colectoare sunt din punct de vedere ultrastructural, foarte asemănătoare cu cele ale mezofilului care le mărginesc. Ele au vacuole mari, care conțin adesea material electronodens, cloroplaste bine dezvoltate şi o citoplasmă periferică cu mitocondrii şi alte organite. Se presupune că aceste celule au un rol redus în procesul de secreție, de vreme ce acestea, împreună cu celulele subbazale, sunt aproape identice cu celulele mezofilului, fiind însă mult diferite de celulele secretoare.

Thomson şi Liu (1967) au ajuns la concluzia că în glandele de la *Tamarix* numărul mitocondriilor este mai mare în celulele secretoare externe, mai scăzut în cele din mijloc şi mult mai redus în cele interne. Prin acelaşi studiu s-a observat că numărul vacuolelor din celulele secretoare variază. Acestea au fost absente aproape în totalitate în anumite glande, în timp ce în altele au fost foarte numeroase, multe dintre ele fiind distribuite de-a lungul periferiei celulelor asociate cu protuberanțele peretelui. O distribuție asemănătoare a vacuolelor a fost înregistrată şi de Shimony şi Fahn (1968).

Investigațiile lui Fahn (1988) au evidențiat faptul că în partea superioară a glandei de la *Tamarix aphylla* cuticula este traversată de pori (Fig. 77). În regiunea superioară a celulelor secretoare există numeroase mitocondrii şi plastide. Plastidele sunt electronodense şi conțin picături osmofile. Există vezicule interconectate de lamele, care formează serii concentrice în regiunea periferică a plastidelor. De-a lungul pereților şi protuberanțelor lor există multe vezicule şi vacuole mici, care conțin material electronodens. În citoplasmă au fost observate şi structuri multiveziculare. S-a constatat că ribozomii şi polizomii sunt mai numeroşi în celulele secretoare ale plantelor cultivate în soluții cu NaCl ridicat, decât în cele cultivate în soluții cu concentrații scăzute de NaCl. În vârful glandei, deasupra cuticulei, între cuticulă şi peretele celular, precum şi în pori, a fost evidențiat un material dens, de natură pectică, care formează un sistem continuu de canale între pereții celulari şi protuberanțele lor, sistem care pare să fie calea prin care sărurile secretate ies la exteriorul plantei.

Myricaria germanica (Fig. 78) este o altă specie din familia *Tamaricaceae*, la care au fost evidențiate glande salifere de către Vuillemin (1877); el le-a descris ca fiind formate dintr-o pereche de celule secretoare şi una de celule anexe, separate prin primele de pereți oblici, care le izolează de parenchimul frunzei şi de epidermă.

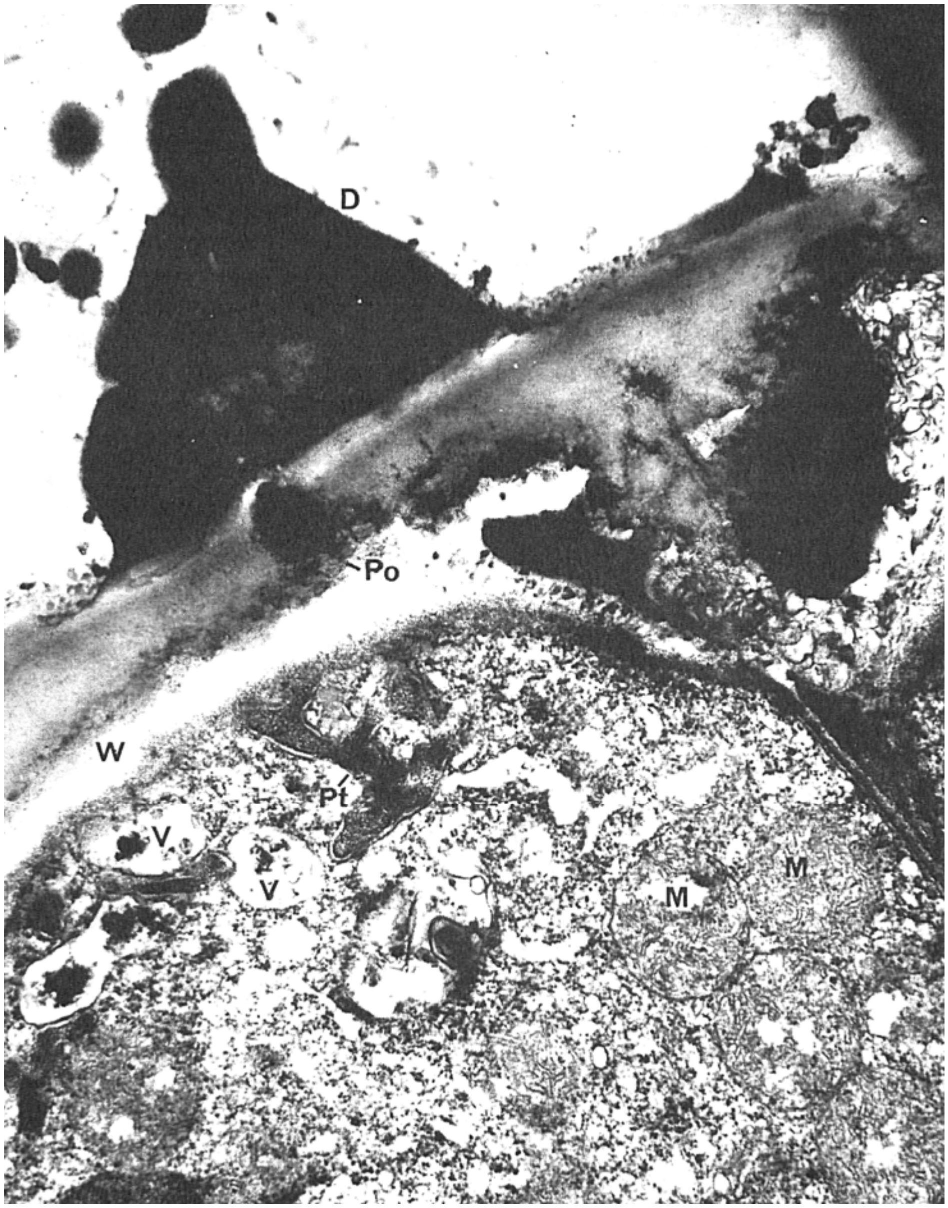


Fig. 77. Partea superioară a glandei de la *Tamarix aphylla*: D – material pectic electronodens; M – mitocondrii; Po – por în cuticulă, plin cu material dens; Pt – protuberanțe; V – vezicule; W – perete celular; x23000 (după Fahn, 1988)

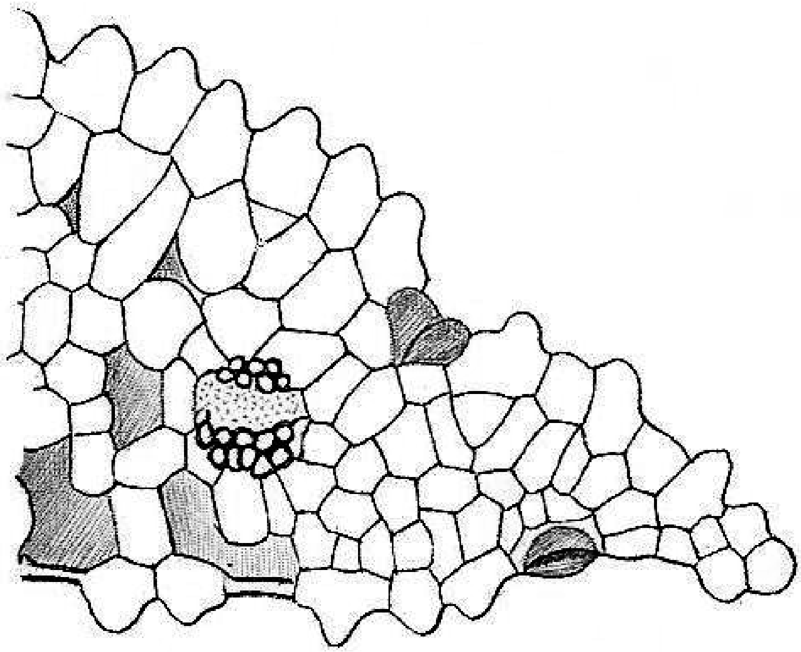


Fig. 78. secțiune transversală prin limbul foliar de *Myricaria germanica* (după Vuillemin, 1887)

Poate că mai puțin studiate decât glandele de la *Limonium* sau *Tamarix* au fost cele de la *Frankenia*. Ele au fost incluse de Thomson (1975) în aceeaşi categorie cu cele de la *Tamarix* şi *Limonium*, adică în categoria glandelor înconjurate complet de un strat cuticular. Vuillemin a concluzionat că inițiala epidermică ce dă naştere celulelor glandulare suferă o singură diviziune perpendiculară pe suprafața epidermei, şi nu două, ca în cazul plumbaginaceelor. Fiecare celulă se divide printr-un perete oblic, rezultând o celulă secretoare şi una anexă. Cele două celule secretoare sunt separate de un perete subțire; celulele anexe au pereți mai groşi şi cu mai multe punctuații decât cele epidermice. Această îngroşare se menține chiar şi la peretele oblic, care le separă de celulele glandulare. Celulele anexe se continuă direct cu celulele epidermice, cu a căror structură se aseamănă; ele sunt doar puțin mai drepte şi plasate la un nivel puțin mai profund (Fig. 79). În secțiune transversală, au forma unui triunghi cu marginile convexe. La cele două capete, celulele se aplică larg una pe cealaltă, dar la mijloc nu sunt în contact decât în partea lor bazală (Fig. 80).

În porțiunea mediană şi profundă a glandei, unde celulele anexe se afundă ca un con între celulele anexe, pereții îngroşați ai acestora din urmă se reunesc la bază şi acoperă acest punct slab, făcându-l impermeabil.

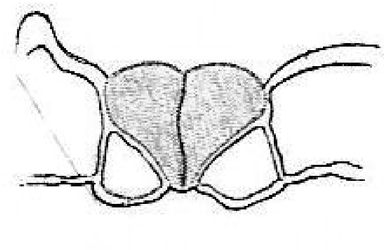


Fig. 79. *Frankenia ericifolia*: secțiune transversală prin glandă (după Vuillemin, 1877)

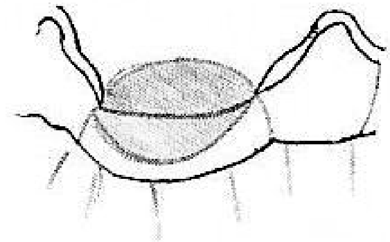


Fig. 80. *Frankenia laevis: s*ecțiune longitudinală prin glandă (după Vuillemin, 1877)

Văzute de față, aceste glande seamănă foarte mult cu nişte stomate (Fig. 81, 82). Se deosebesc însă de acestea prin celule anexe mai bine conturate şi prin dimensiunile mai mari ale celulelor glandulare în comparație cu cele stomatice.

La *Frankenia floribunda* există o anomalie, în sensul că două glande au concrescut prin una din extremitățile lor, în aşa fel încât deschiderile lor au fost plasate una lângă alta. Linia de sudură s-a îngroşat şi a căpătat organizarea celei care uneşte baza celulelor anexe obişnuite.

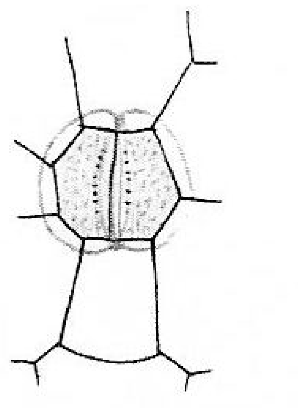


Fig. 81. *Frankenia capitata:* glandă văzută de sus (după Vuillemin, 1877)

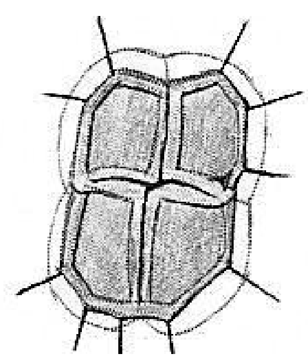


Fig. 82. *Frankenia floribunda:* glandă văzută de sus (după Vuillemin, 1877)

Glandele se găsesc răspândite în regiunile unde se dezvoltă țesutul palisadic, în vreme ce stomatele se află în dreptul țesutului lacunos.

Solereder (1899) a evidențiat şi el glandele de la *Frankenia pulverulenta* (Fig. 83).

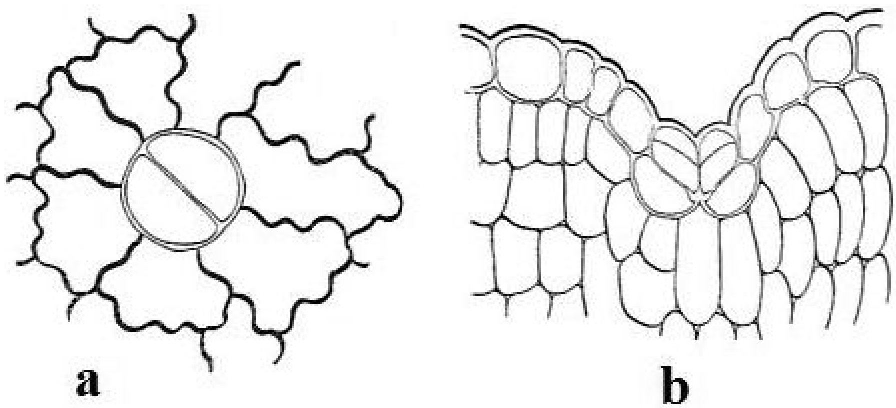


Fig. 83. Glande salifere la *Frankenia pulverulenta:* a – vedere de față; b – secțiune transversală (după Solereder, 1899)

Glandele de la *Frankenia grandiflora* au fost investigate de Campbell şi Thomson (1976), la plante crescute atât în condiții normale, cât şi sub influența unor tratamente cu NaCl. Aceste glande sunt formate dintr-un complex bilateral de 6 celule secretoare (Fig. 84). Întregul complex de celule este învelit aproape în totalitate, de cuticulă. Numai o parte de la periferia glandei, lipsită de cuticulă, reprezintă o porțiune a peretelui dintre fiecare celulă secretoare internă şi celulele vecine ale mezofilului, ceea ce formează, după cum am mai amintit, zona de transfuzie; la specia menționată, această zonă are multe plasmodesme, deşi par să fie mai puțin abundente decât la *Tamarix* (Thomson şi Liu, 1967). Cel mai caracteristic aspect al zonei de transfuzie la această specie este apariția protuberanțelor.

Mitocondriile sunt numeroase, mari, cu multe criste. Acestea par să fie mai abundente în celulele de mijloc şi externe decât în cele interne, fapt consemnat şi la *Tamarix* (Thomson şi Liu, 1967; Shimony şi Fahn, 1968). Citoplasma conține multe elemente aparținând reticulului endoplasmic rugos şi ribozomi, atât izolați, cât şi sub formă de polizomi. S-au observat şi dictiozomi, dar numărul lor nu este neapărat ridicat. Au fost evidențiate proplastide , dar nu şi cloroplaste mature. Structurile vacuolare întâlnite sunt de două tipuri: unele electronotransparente, altele conținând o masă

electronodensă, deşi nu la toate glandele analizate. Pereții anticlini ai celulelor secretoare prezintă protuberanțe la fel ca şi pereții periclini ai celulelor secretoare externe. Pereții periclini dintre celulele glandei sunt destul de subțiri, şi, deşi pot prezenta protuberanțe; oricum, sunt mai subțiri decât cei anticlini. Nucleul celulelor secretoare este mare.

O trăsătură neobişnuită a celulelor secretoare interne este absența pereților anticlini. Marginile laterale ale acestor celule sunt flancate de o structură extracelulară, cuticuliformă în aparență. O structură asemănătoare a fost pusă în evidență şi la *Tamarix*, fiind numită „interfacial apparatus" (Thomson şi Liu, 1967; Shimony şi Fahn, 1968). La *Frankenia*, această structură este mai elaborată, având mai multe straturi de benzi electronodense, care merg paralel cu plasmalema celulelor secretoare. Plasmalema celulelor secretoare interne este strâns asociată cu „interfacial aparatus".

Autorii citați au supus plantele unui tratament cu 3 % NaCl, timp de 4, 15 şi 36 de ore, înregistrându-se modificări ultrastructurale caracteristice. Astfel, după 4 ore de tratament s-a observat o mărire a cantității de reticul endoplasmic la celulele secretoare mijlocii şi externe. Elementele reticulului endoplasmic au o dispoziție în şiruri paralele pericline (Fig. 85). „Interfacial aparatus" manifestă invaginații mari ale plasmalemei.

După 15 ore de tratament, reticulul endoplasmic se dilată şi apar microvezicule mult mai mici decât la martor, care sunt dispersate în citoplasmă (Fig. 86). Unele dintre acestea sunt asociate strâns cu reticulul endoplasmic, în timp ce altele sunt localizate lângă plasmalemă. De asemeni, celulele secretoare interne capătă un aspect extrem de vezicular, mai ales în apropiere de zona de transfuzie, unde microveziculele sunt intim asociate cu plasmalema.

După 36 de ore de tratament, celulele secretoare manifestă acelaşi grad de microveziculare, ca şi în cazul tratamentului cu 15 ore. Elementele Reticulul endoplasmic rugos este dilatat şi mai puțin abundent.

Aceste observații sunt deosebit de interesante şi de utile, deoarece succesiunea modificărilor permite descrierea unui ciclu ipotetic al secreției sărurilor.



Fig. 84. Ultrastructura glandei de *Frankenia grandiflora*: cu – cuticulă; cc – celulă colectoare; T – zonă de transfuzie; sc – celulă secretoare; N – nucleu; X – lărgire a peretelui; x 6600 (după Campbell şiThomson, 1976)

Pe scurt, fără a intra în detalii, s-au propus următoarele faze:

1. faza pasivă;
2. faza inductivă – mărirea reticulului endoplasmic;
3. faza de secreție – reticulul endoplasmic se dilată şi se vacuolizează;
4. faza de recuperare – formarea lizozomilor.

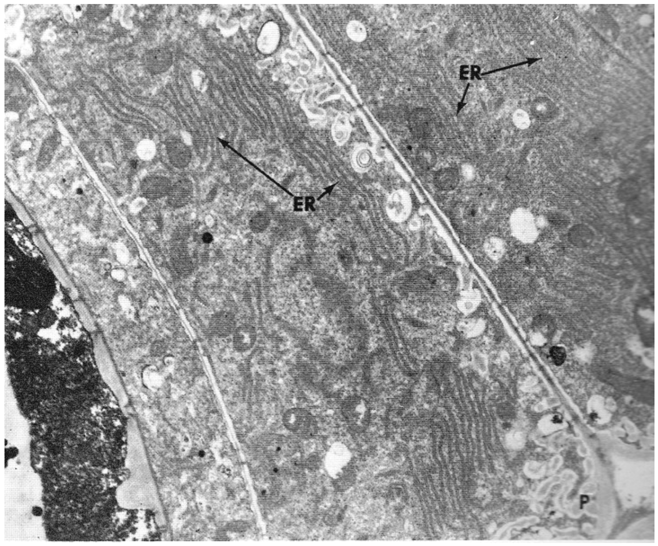


Fig. 85. Glandă de *Frankenia grandiflora*; RE – reticul endoplasmic, după tratament cu 3 % NaCl (după Campbell şiThomson, 1976)

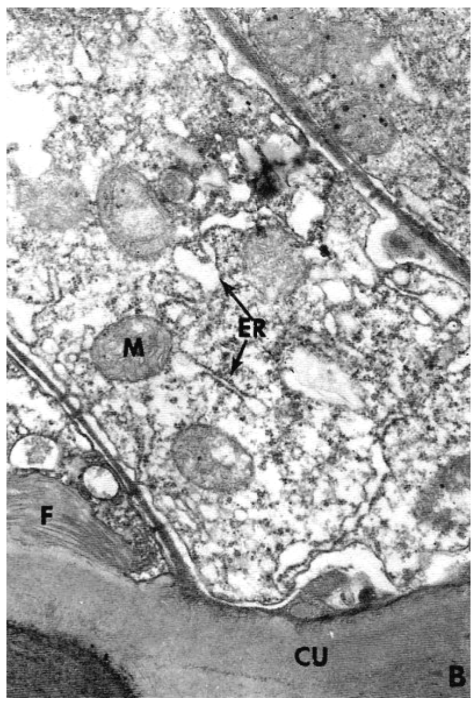


Fig. 86. Glandă de *Frankenia grandiflora*: F – „interfacial aparatus”; cu – cuticulă; M - mitocondrii; ER – reticul endoplasmic (după Campbell şi Thomson, 1976)

Plantele de **mangrove** au şi ele glande secretoare de săruri, care se constituie într-un mecanism major ce permite acestor specii să facă față unor concentrații şi variații ridicate de salinitate.

Se cunoaşte faptul că plantele din aceste păduri dispun în acest sens de strategii multiple (Feller şi Sitnik, 1996):

Strategii de evitare a sării:

1. eliminarea sării de către rădăcinile plantei;
2. secreția sărurilor prin glandele salifere ale frunzelor;
3. diluția sărurilor prin mărirea conținutului de apă (suculență);
4. îndepărtarea organelor saturate în săruri.

Strategii de tolerare a sării:

1. copmartimentarea sărurilor în vacuole – îndepărtarea ionilor toxici din anumite regiuni metabolic active ale celulei;
2. sinteza substanțelor organice „compatibile" (osmolytes) pentru a echilibra balanța ionilor minerali în vacuole.

Modificări structurale ca răspuns la mediul salin:

1. stomate pe fața inferioară a frunzelor – micşorarea pierderilor de apă din plantă;
2. cuticulă îngroşată la suprafața epidermei - micşorarea pierderilor de apă din plantă;
3. glande salifere pe suprafața frunzei.

La *Avicenniaceae*, glandele sunt formate dintr-un număr nedefinit de celule (de obicei între 5-9), dispuse într-un grup de 4 sau mai multe celule localizate în vârful unui pedicel şi 2-4 celule colectoare (Waisel, 1972) (Fig. 87).

Fahn (1988) a stabilit că glandele de la *Avicennia marina* sunt formate din 2-4 celule colectoare, un disc (celula pedicel) şi, de regulă, 8, iar uneori 12 celule secretoare, dispuse radiar (Fig. 88).

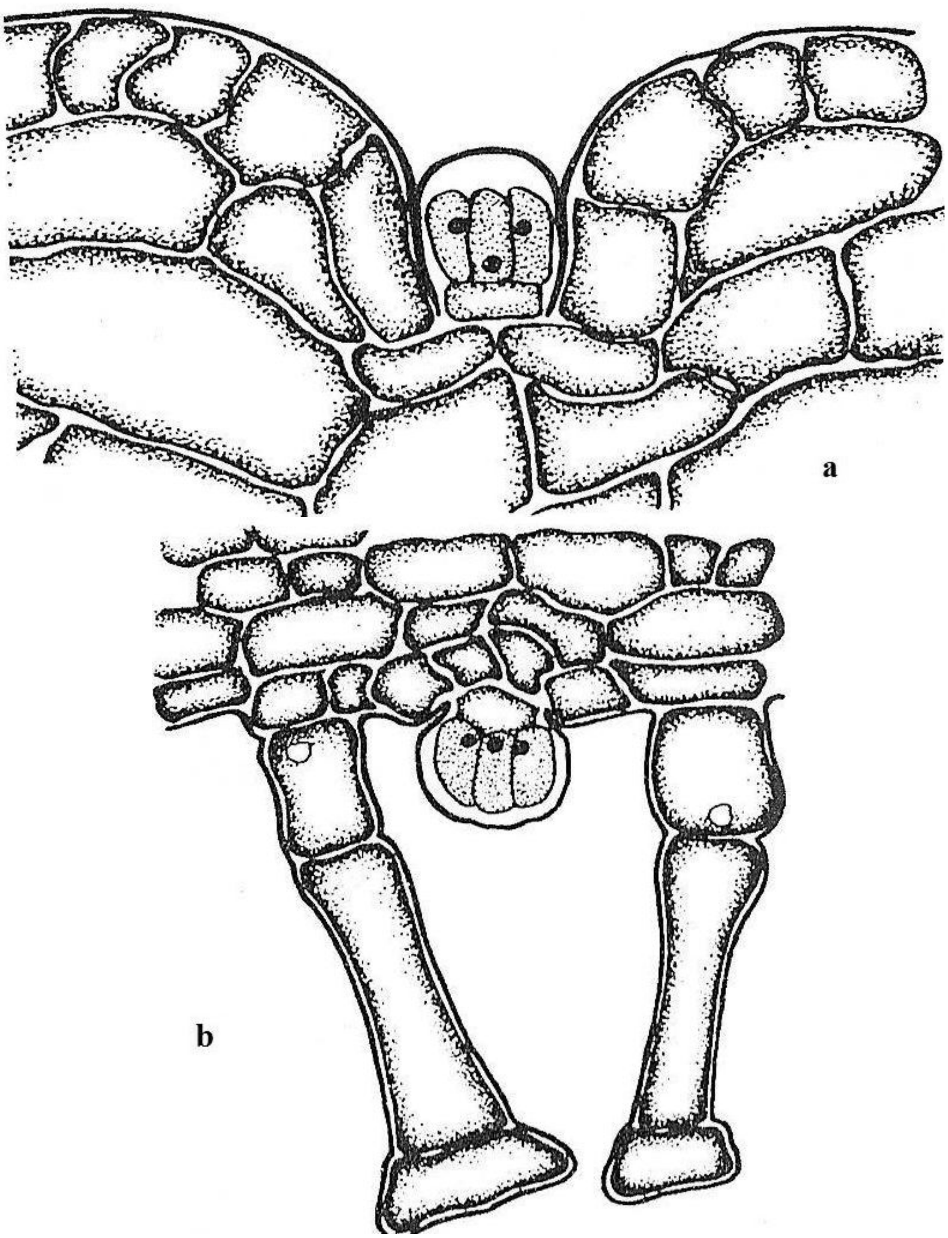


Fig. 87. *Avicennia marina*. Glande afundate la nivelul epidermei superioare (a) şi la nivelul epidermei inferioare (b) (după Waisel, 1972)

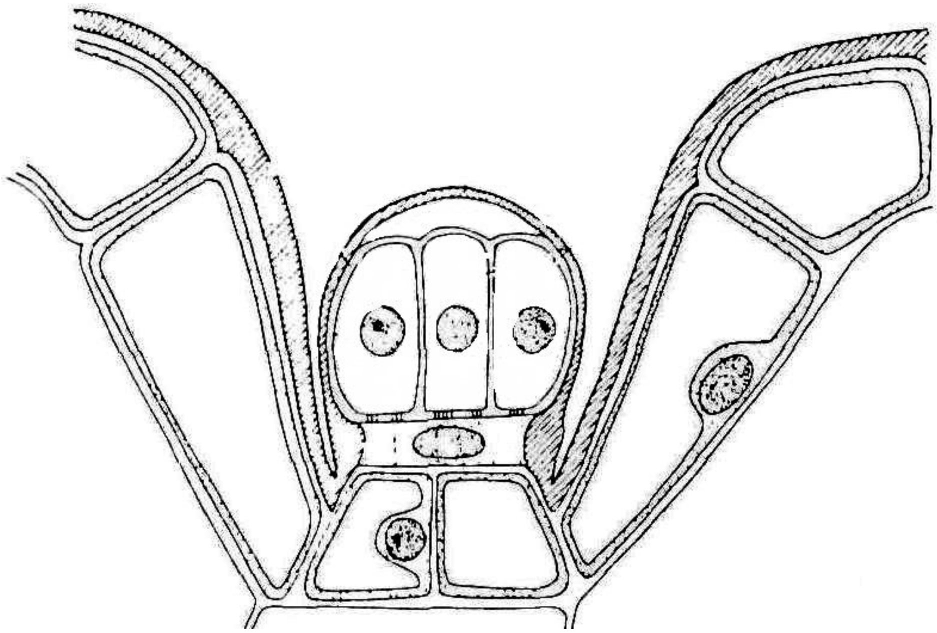


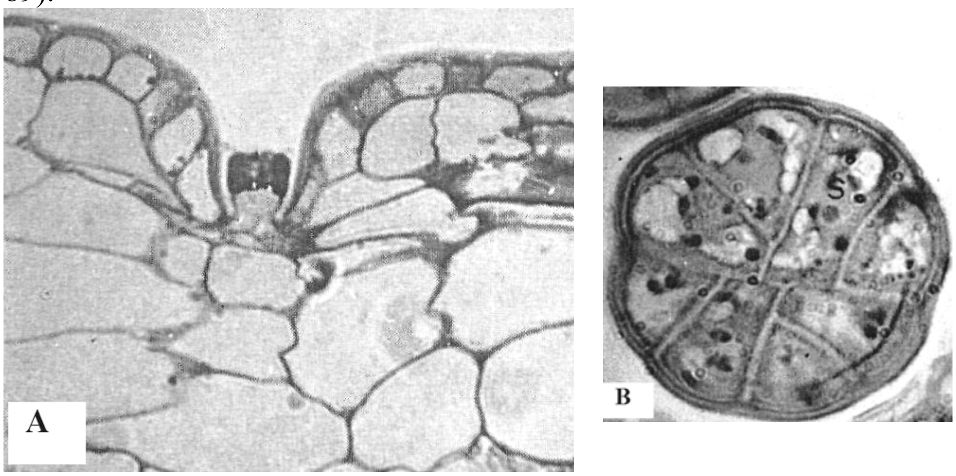
Fig. 88. *Avicenna marina*. Glandă secretoare (după Fahn, 1988)

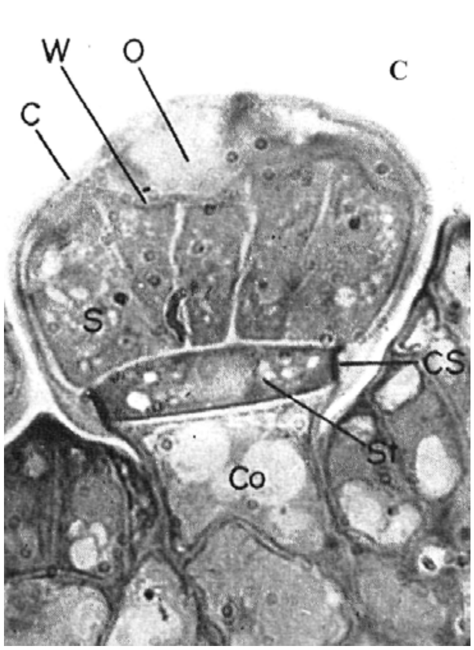
Se impune o paranteză. Se cunoaşte faptul că speciile de mangrove pot fi împărțite în două grupe pe baza mecanismelor lor de rezistență la săruri: cele care elimină sarea la nivelul rădăcinii şi cele care o acumulează (Levitt, 1972). *Avicennia marina* are o concentrație a sărurilor relativ ridicată în seva brută: aproximativ 24 mM (Scholander et. al., 1966), iar excesul de săruri este îndepărtat din plantă prin intermediul eliminării sărurilor la suprafața frunzei. Scholander (1968) a arătat că eliminarea sării la nivelul rădăcinii este un proces care nu depinde direct de metabolismul respirației, fenomen pe care el l-a numit ultrafiltrare. A identificat un sistem similar în frunze, a cărui funcționare depinde doar de integritatea membranelor semipermeabile. Este un fapt general acceptat că excreția la *Avicennia* este realizată de structuri glandulare de la suprafața frunzei. Oricum, se pare că numai frunzele tinere posedă astfel de glande; la frunzele mature, acestea degenerează (Drennan şi Berjak, 1979) (cf. Drennan şi Pammenter, 1982).

Shimony, Fahn şi Reinhold (1973) au studiat ultrastructura glandei de la *Avicennia marina* şi au făcut următoarele observații. Epiderma de la ambele fețe prezintă peri secretori de săruri, care la fața adaxială sunt afundați în depresiuni dispuse compact, rezultate în urma diviziunii şi creşterii celulelor epidermice şi subepidermice.

La fața abaxială, glandele nu sunt afundate, dar sunt distribuite printre perii neglandulari. Stomatele sunt prezente în ambele epiderme. Mezofilul este format din 4-6 straturi de țesut acvifer la fața adaxială şi parenchim asimilator diferențiat în țesut palisadic şi spongios.

Fiecare glandă este formată din 2 sau 4 celule colectoare, o celulă în formă de disc (pedicelul glandei) şi 8 sau mai multe celule secretoare (Fig. 89).





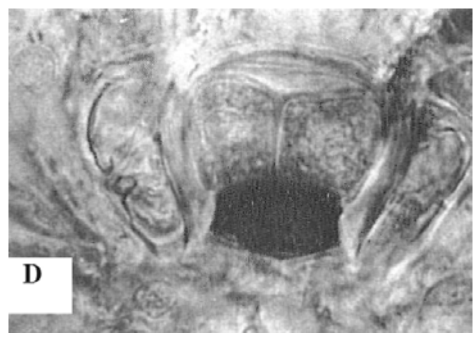


Fig. 89. *Avicennia marina*. A – glandă situată sub nivelul epidermei superioare; B – celulele secretoare văzute de sus; C – glandă cu celulele componente mărite; D – evidențierea celulei – pedicel; c – cuticulă; w – perete celular; s – celulă secretoare; cs – bandă „caspariană”; co – celulă colectoare; st – celulă pedicel (după Shimony, Fahn, Reinhold, 1973)

Glanda a fost studiată ultrastructural de Shimony, Fahn şi Reinhold (1973), care au găsit multe asemănări între aceasta şi cea de la *Tamarix.* În partea superioară a glandei, cuticula este prevăzută cu numeroşi pori, foarte înguşti (Fig. 90). Pereții laterali ai „pedicelului" sunt complet cutinizați, iar citoplasma aderă strâns la aceştia (Fig. 91). Pereții transversali ai acestor celule conțin numeroase plasmodesme. Între cuticulă şi pereții celulelor secretoare există mult material omogen, probabil de natură pectică. Acesta este vizibil şi pe suprafața internă a pereților laterali ai celulelor secretoare (Fig. 92) şi poate funcționa ca un canal ce facilitează trecerea soluției de săruri secretate, aşa cum funcționează materialul electronodens al glandelor de la *Tamarix.* Citoplasma ocupă în celula secretoare cea mai mare parte din volumul acesteia. Nucleii sunt mari, iar mitocondriile şi ribozomii se găsesc în număr ridicat. Veziculele (Fig. 92), dintre care unele cu un conținut dens, sunt adesea aranjate în agregate, la periferia celulei. Structurile multiveziculare sunt vizibile adesea între plasmalemă şi peretele celular.

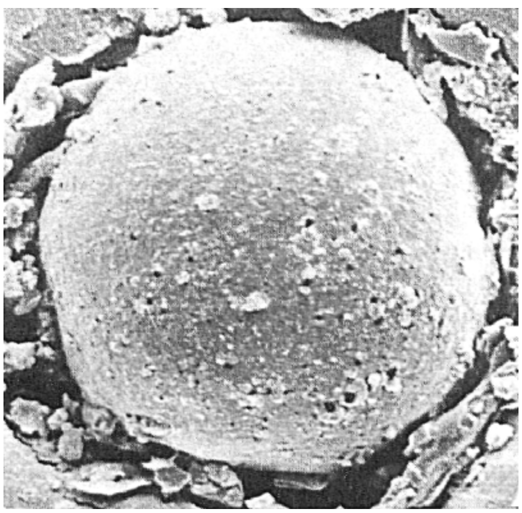


Fig. 90. *Avicennia marina*. Glandă cu numeroşi pori în cuticulă (după Fahn, 1988)



Fig. 91. *Avicennia marina.* Glandă cu perete lateral (CW) complet cutinizat; W – perete celular necutinizat (după Fahn, 1988)

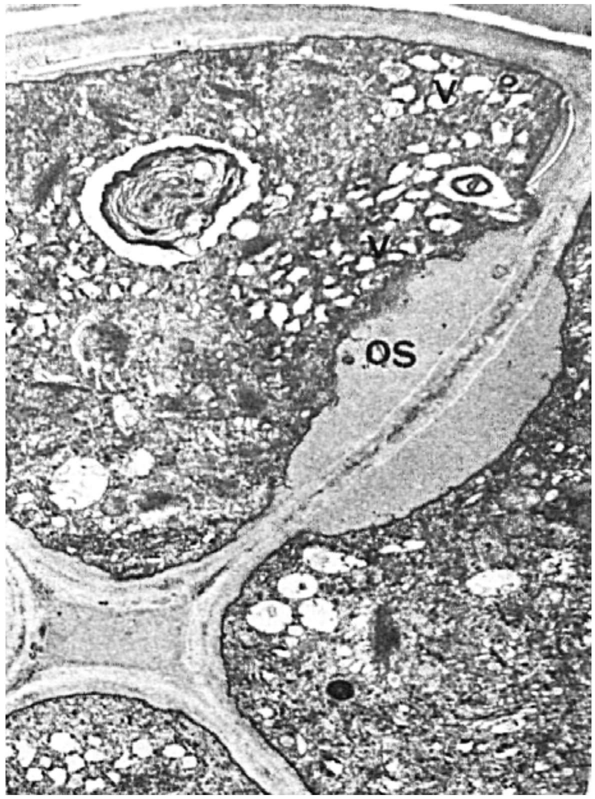


Fig. 92. *Avicennia marina*; Glandă cu substanță opacă (OS) de natură pectică; V – vezicule (după Fahn, 1988)

Deşi structura şi ultrastructura acestor glande par bine cunoscute, nu acelaşi lucru se poate spune şi despre modul de funcționare a acestor structuri. Nu a fost stabilit încă un mecanism general care să explice funcționarea glandelor. Studiul lui Fitzgerald, Orlovich şi Gallaway (1992) a pornit de la premisa că posibilele căi de secreție la nivelul epidermei abaxiale a frunzei de *Avicennia* arfi glandele, perii şi stomatele. Însă, în cavitatea substomatică nu se acumulează cristale de săruri, aşa cum ar fi fost de aşteptat dacă sarea ar fi fost evaporată, în procesul de transpirație, la nivelul cavității substomatice.

Analizele cu raze X, pentru evidențierea şi localizarea sodiului, clorului şi potasiului, au relevat următoarele aspecte. În celulele perilor nu a fost evidențiat sodiul, iar la nivelul celulelor bazale şi peltate ale părului, a fost observată o cantitate redusă de clor, în timp ce potasiul a fost elementul principal. Vacuolele celulelor epidermice conțin toate aceste trei elemente, dar relativa lor absență la nivelul perilor sugerează faptul că nu are loc un

flux de săruri de-a lungul lor. Nici nu există posibilitatea unui flux ridicat la acest nivel, de vreme ce celula bazală a părului reprezintă o barieră apoplastică pentru deplasarea la exteriorul frunzei, traversând aceşti peri (Fitzgerald şi Allaway, 1991), iar simplastul este discontinuu între celulele bazale ale părului şi restul frunzei. Deci, nici perii nu pot fi mijlocul prin care sunt eliminate sărurile la exteriorul plantei.

Folosirea razelor X au arătat, însă, că la nivelul glandei distribuția sodiului şi clorului este identică în toate celulele . Potasiul este şi el prezent, deşi într-o cantitate mai mică. Prezența unei bariere apoplastice la nivelul celulei-pedicel sugerează faptul că sărurile se deplasează simplastic de-a lungul glandei; se previne, totodată, refluxul sării din cavitatea subcuticulară. O dată ce sarea este eliminată din glandă pe cale simplastică, singura posibilitate pentru aceasta este să fie eliminată la exteriorul frunzei.

În plus, imaginile glandei obținute prin STEM (Scanning Transmission Electron Microscope) scot în evidență o masă opacă la exteriorul glandei (Fig. 93), care conține în principal sodiu şi clor, mai puțin potasiu. Aceste rezultate concordă cu cele care au stabilit că secrețiile la nivelul frunzelor conțin în principal mai mult sodiu şi clor, dar mai puțin potasiu (Boon şi Allaway, 1986).

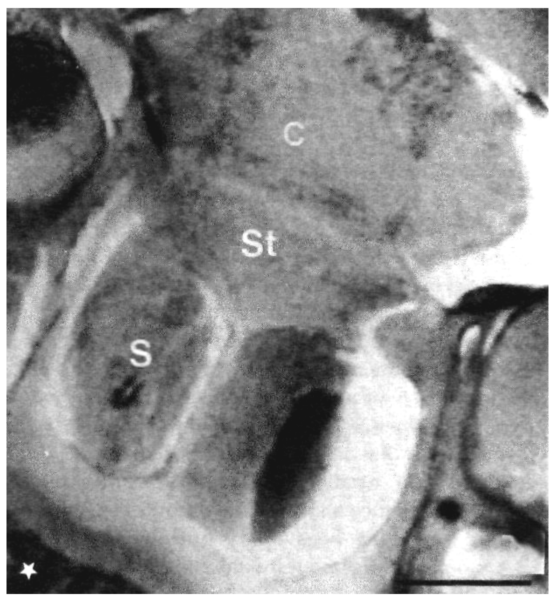


Fig. 93. *Avicennia marina*: Glandă cu celulă colectoare (c), celulă pedicel (st.), celulă secretoare (s); cu steluță a fost figurată masa opacă de la exteriorul glandei (după Fitzgerald, Oelovich, Gallaway, 1992)

Fireşte că problemele ridicate de modul de funcționare a acestor glande la reprezentanții mangrovelor sunt mult mai complexe şi mai delicate decât am putut noi surprinde în câteva rânduri. Mangrovele reprezintă unele dintre cele mai complexe şi mai fascinante ecosisteme de pe Glob şi, în egală măsură, ar putea sa rețină atenția orice aspect legat de alte adaptări, de utilizarea acestor specii, de distribuție, de zonarea acestora. Nu întâmplător există o bogată literatură referitoare la acest subiect; trecerea în revistă şi comentarea acesteia ar reprezenta, oricând, o nouă provocare pentru o lucrare separată, extinsă.

Însă, chiar şi aşa, prea puțin s-a scris despre ontogeneza unor structuri glandulare, secretoare la mangrove.

Das (2002) a studiat ontogeneza stomatelor şi a perilor glandulari la câteva specii de mangrove din India. Perii glandulari apar numai la fața adaxială a frunzelor de *Acanthus ilicifolius* (familia *Acanthaceae*) şi *Aegialitis rotundifolia* (familia *Plumbaginaceae*).

La *Acanthus* (Fig. 94, sus), perii glandulari maturi au formă de pară, iar cei de la *Aegialitis* (Fig. 94, jos) sunt localizați în depresiuni (cripte) ce au formă de cupă. La ambele specii, perii maturi sunt formați, în principiu, din 4-8 celule terminale, dispuse radiar, două celule-pedicel şi o celulă bazală. Celula primordială a părului diferă de celelalte celule ale epidermei, prin mărimea mai mare, prin nucleul dens şi multe vacuole din citoplasmă. În secțiune transversală, primordiul proemină deasupra stratului de celule epidermice la *Acanthus*, iar la *Aegialitis* rămâne la nivelul criptei formată de celulele epidermice. La ambele specii, prima diviziune a primordiului are loc transversal, pentru a forma celulele terminală şi bazală. Celula terminală suferă o a doua diviziune transversală, conducând la formarea unei celule terminale şi a uneia-pedicel, în vreme ce celula bazală rămâne nedivizată.

La *Acanthus,* celula-pedicel se divide o dată transversal şi produce două celule-pedicel, iar la *Aegialitis*, a treia diviziune apare atât la celula-pedicel, cît şi la cea terminală, longitudinal şi în unghi drept pe fiecare în parte, dând naştere la două celule-pedicel şi două celule terminale. Apoi, celula-pedicel rămâne nedivizată şi celula terminală suferă o serie de diviziuni longitudinale, formând 8 celule terminale, cu o dispoziție finală radiară. Părul glandular rămâne „înglobat” de un strat cuticular neîntrerupt. Văzute de față, la ambele specii, celulele terminale sunt dispuse radiar.

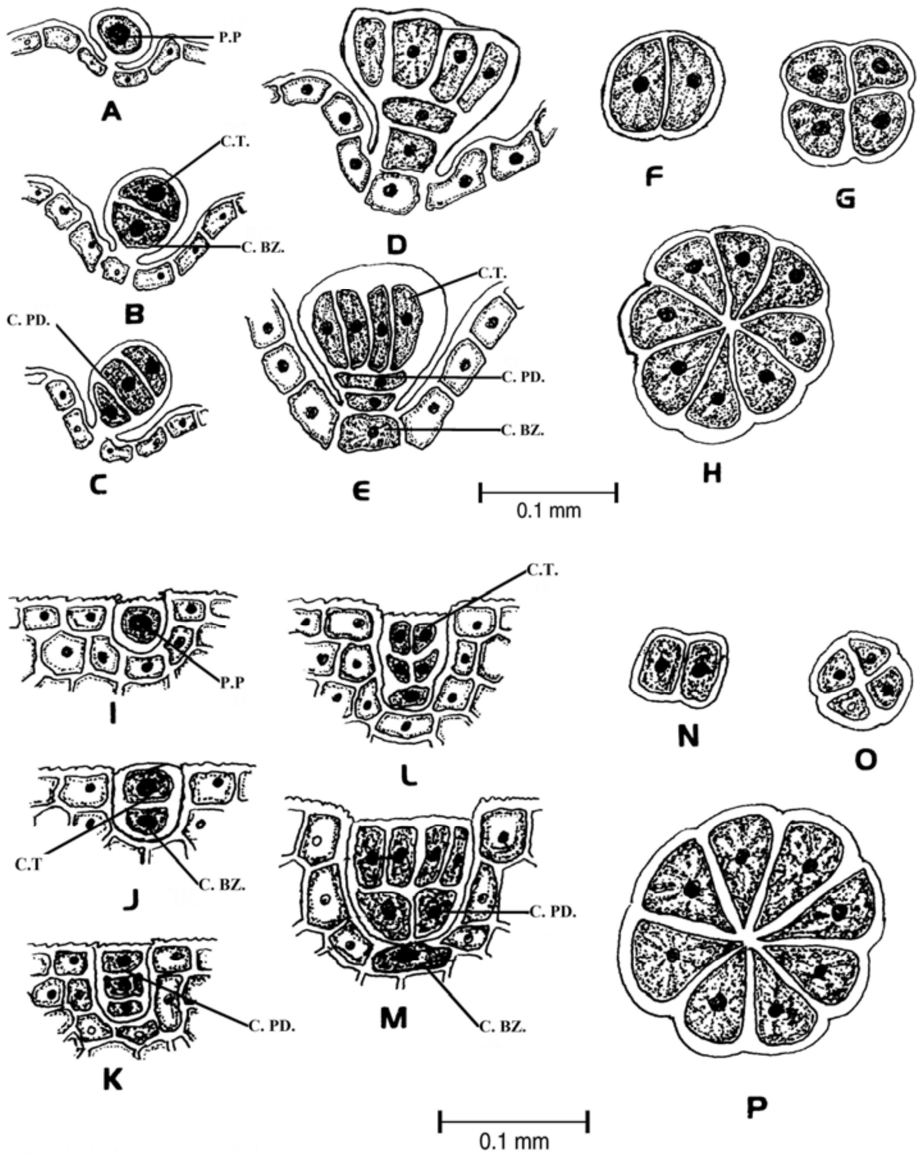


Fig. 94. Stadiile de dezvoltare a perilor glandulari la ***Acanthus ilicifolius*** **(A-H)**; şi ***Aegialitis rotundifolia*** **(I-P);** PP – primordiul părului; C. BZ. – celulă bazală; C.PD. – celulă pedicel; C. T. – celulă terminală. **A**: primordiul părului; **B**: stadiul bicelular (C.T. şi C. BZ); **C**: stadiul tricelular (C.T., C. PD., C.BZ.); **D**: o C. BZ., o C: PD., 4 C.T; **E**: păr glandular matur; F-H: glanda văzută de faţă; **I**: primordiu situat în criptă; **J**: diviziune, cu C.T. şi C. BZ; **K**: stadiu tricelular; **L**: C.BZ. nedivizată, şi diviziuni longitudinale ale C. PD. şi C.T; **M**: 2 C.PD. nedivizate, o C. BZ. şi diviziunea longitudinală a C.T.; **N-P**: glanda văzută de faţă (după Ghose, 2002)

Prezența structurilor secretoare de săruri la taxoni foarte diverşi din punctul de vedere al apartenenței la o familie sau alta poate fi dovada unei convergențe: deşi heterogene din multe puncte de vedere, specii diferite posedă aceleaşi mecanisme de adaptare la un conținut ridicat de săruri. Este deosebit de tentant să se stabilească exact care sunt implicațiile acestor formațiuni în viața plantei, care este (dacă există) avantajul ecologic oferit speciei, ce factori şi în ce mod influențează secreția sărurilor. Sunt aspecte de a căror lămurire depinde înțelegerea holistică a acestor structuri.

Glandele salifere sunt structuri care au fost evidențiate şi la *Glaux maritima* (Fig. 95, 96, 97), din familia *Primulaceae*. Acestea ar putea fi, deci, o specializare ecologică, o adaptare la habitatele maritime.

Aceste glande sunt afundate în depresiuni ale epidermei. Pe secțiuni superficiale ale frunzelor, glandele apar ca fiind înconjurate de 6 celule epidermice, dispuse regulat (Rozema, Riphagen, Sminia, 1977). Nu au fost evidențiate legături între elementele vasculare şi glandele secretoare de săruri. Din interiorul către exteriorul glandei pot fi descrise trei tipuri de celule: o celulă bazală mare, cu vacuolă centrală şi un strat subțire de citoplasmă parietală, ce conține un nucleu mare şi cloroplaste. Această celulă, asemănătoare într-o oarecare măsură cu cele ale mezofilului, este asimilată cu celula colectoare a glandei. În apropierea acesteia se află o celulă-pedicel mare, cu nucleu mărit; pereții laterali ai acestei celule sunt încrustați cu suberină şi cutină. Partea externă a glandei este formată din 4-8 celule secretoare, a căror bază se găseşte în continuarea părții superioare a celulei-pedicel. Celulele secretoare sunt caracterizate prin nucleu relativ mare, şi citoplasmă densă.

După cum am mai arătat deja, funcția ecologică a activității acestor glande este să îndepărteze excesul de ioni absorbiți, în special sodiu şi clor. Dar această afirmație nu acoperă decât o parte din realitatea complexă care se stabileşte între plantă şi mediu. De fapt, există multe întrebări care trebuie luate în considerație: care este cantitatea de săruri eliminată, în raport cu cea absorbită? în ce măsură secreția sărurilor reuşeşte să mențină concentrația internă de săruri la un nivel constant? care este specificitatea dintre mecanismul secreției şi NaCl? Se pare că relevanța ecologică a mecanismului de secreție poate fi stabilită doar atunci când sunt luate în calcul atât importanța proceselor secretoare, cât şi economia hidrică a plantei (Waisel, 1972), dar şi realizarea unor comparații cu alte mecanisme de adaptare la salinitate, cum ar fi eliminarea ionilor prin intermediul rădăci-

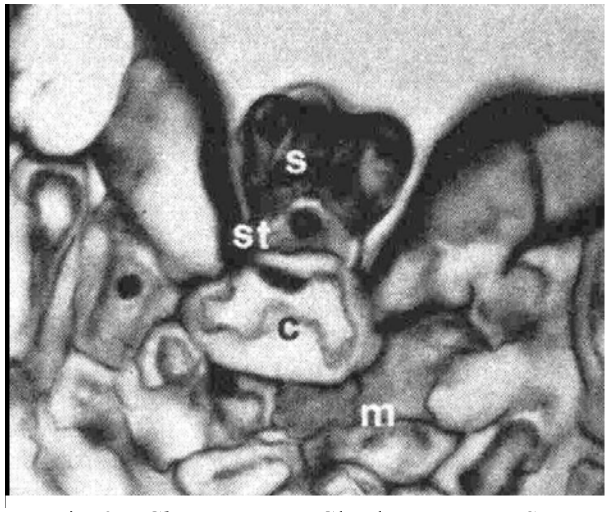


Fig. 95. *Glaux maritima.*Glandă secretoare: S – celulă secretoare; st – celulă-pedicel; c – celulă colectoare; m – mezofill (după Rozema, Riphagen şi Sminia, 1977)

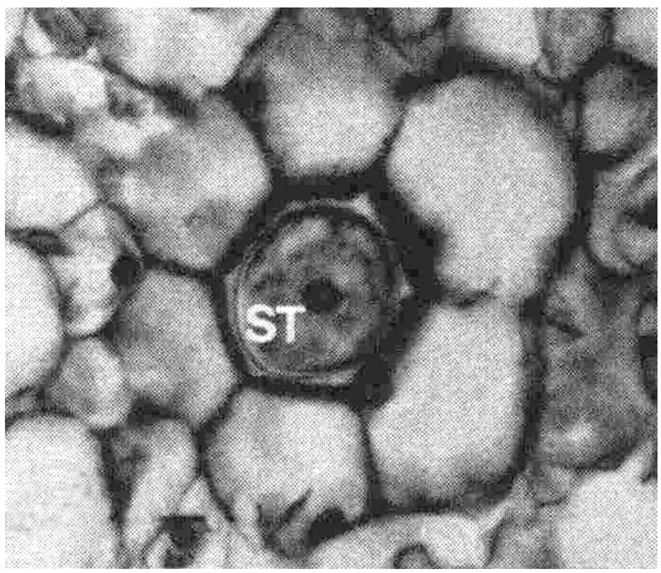


Fig. 96. *Glaux maritima*. Glandă secretoare în secțiune transversală la nivelul celulei-pedicel (ST); 6 celule epidermice înconjoară celula colectoare (după Rozema, Riphagen şi Sminia, 1977)

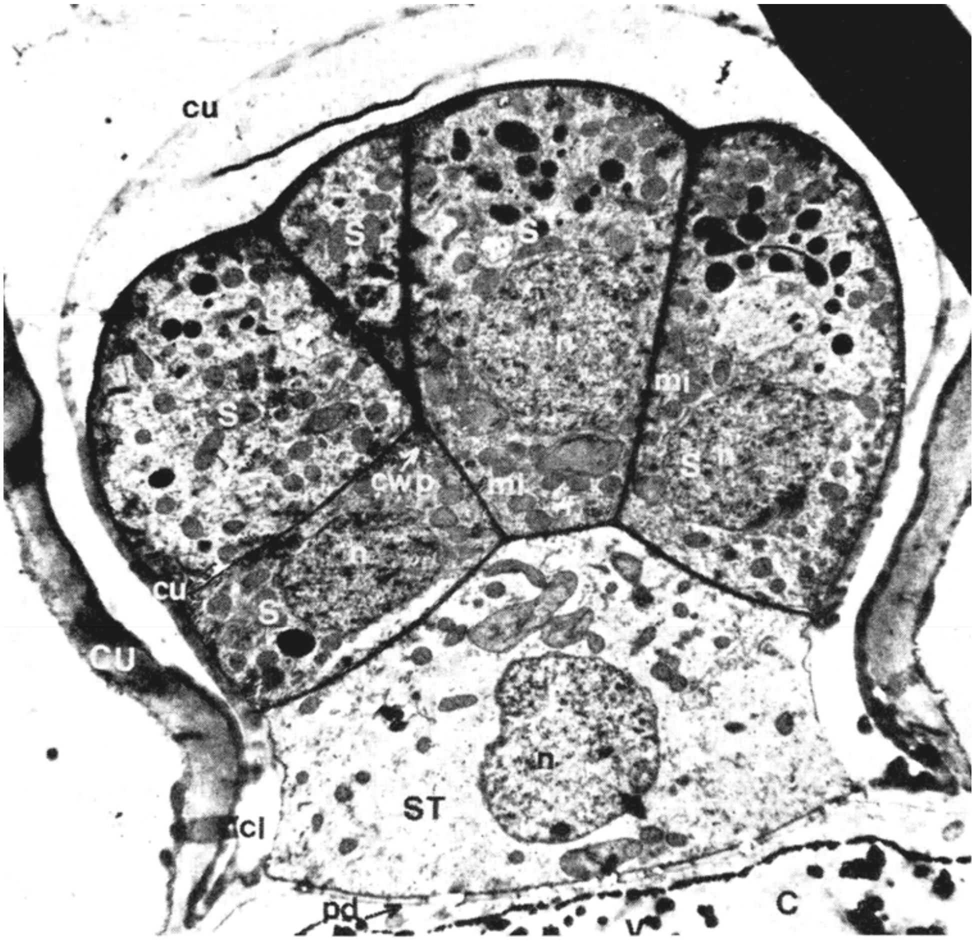


Fig. 97. *Glaux maritima*. Glandă secretoare de la o plantă cultivată în condiții de salinitate scăzută; cu – cuticulă; cwp – protuberanțe ale peretelui celular; mi – mitocondrii; n – nucleu; s – celulă secretoare; st – celulă-pedicel; pd – plasmodesme; c – celulă colectoare (după Rozema, Riphagen şi Sminia, 1977)

nilor, şi suculenţa.

Se pare, deci, că importanţa şi relevanţa ecologică a secreţiei ionilor sunt stabilite nu numai luând în calcul cantitatea de ioni secretaţi, ci şi mărirea concentraţiei interne a ionilor. Waisel şi Pollak (1979) folosesc parametrul „relative excretion" (raportul dintre cantitatea de ioni secretată şi conţinutul intern de ioni) ca un criteriu pentru eficienţa mecanismelor secretoare.

În acest context, un studiu ecofiziologic a demonstrat că, pentru *Glaux maritima*, eficienţa secreţiei sodiului (abilitatea de a menţine un nivel constant de Na intern) a fost de 20% (Rozema şi Gude, 1981).

În fine, într-un alt studiu ecofiziologic, în care a fost considerată aceeaşi specie, *Glaux maritima,* s-a arătat că în condiţiile cultivării în medii cu 300 mM NaCl, cantitatea de potasiu secretată a fost de 2 mmol, 30 mmol sodiu şi 31 mmol clor, în timp ce în medii lipsite de NaCl, cantităţile secretate au fost de 3-4 mmol Na şi Cl (Rozema şi Riphagen, 1977). S-a putut face, astfel, deosebirea între „glande inactive" (0 mM NaCl) şi „glande active" (300 mM NaCl).

După cum afirmam la începutul acestui capitol, sunt câteva familii la care glandele salifere sunt o trăsătură comună: *Plumbaginaceae, Avicenniaceae, Frankeniaceae, Combretaceae, Myrsinaceae, Sonneratiaceae* etc (Waisel, 1972).

Dar ele sunt destul de răspândite şi la **graminee**. Au fost puse în evidenţă de Skelding şi Winterbotham (1939), Helder (1956), Levering şi Thompson (1971), Taleisnik (1988), Amarasinghe (1989), Flowers T.J., Flowers S. A., Hajibagheri, Yeo (1990), Marcum, Murdoch (1990), Marcum (1999).

În cadrul familiei *Poaceae*, glandele epidermice bicelulare sunt cele mai caracteristice şi apar la peste 30 de specii din triburile *Chlorideae, Eragrosteae, Aeluropodeae, Pappophoreae*.

Una dintre cele mai simple structuri este cea bicelulară de la *Aeluropus littoralis* (Fig. 98), formată dint-o celulă bazală mare şi o celulă terminală (cap) mică, având pereţii cutinizaţi. Ca şi la *Spartina,* glanda nu este afundată în epidermă, ci se află relativ deasupra acesteia. Structura ei este mai degrabă asemănătoare cu cea a unui păr, decât cu cea a unei glande.

La *Chloris gayana*, glanda este formată din trei celule, una colectoare mare, una pedicel şi una superioară, cu rol presupus a fi secretor (Waisel, 1972).

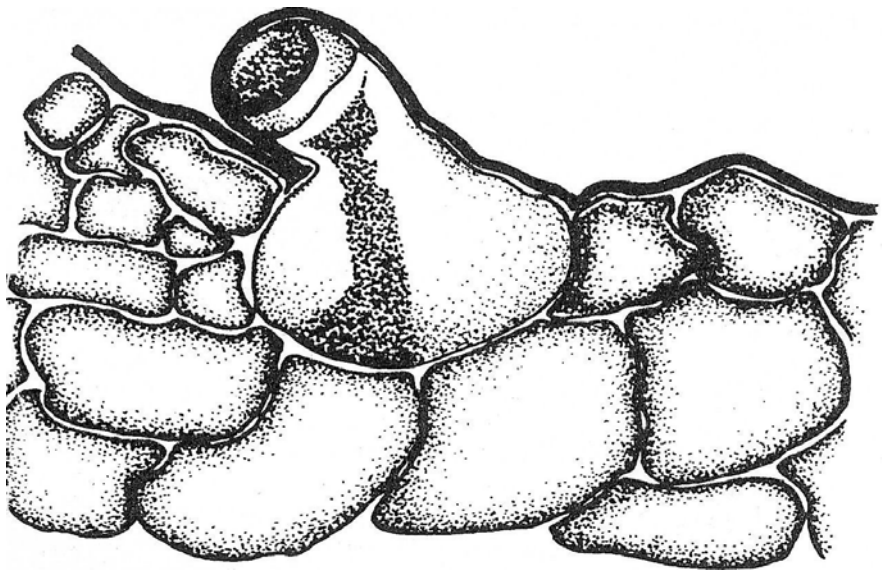


Fig. 98. Glandă secretoare de *Aeluropus littoralis* (după Waisel, 1972)

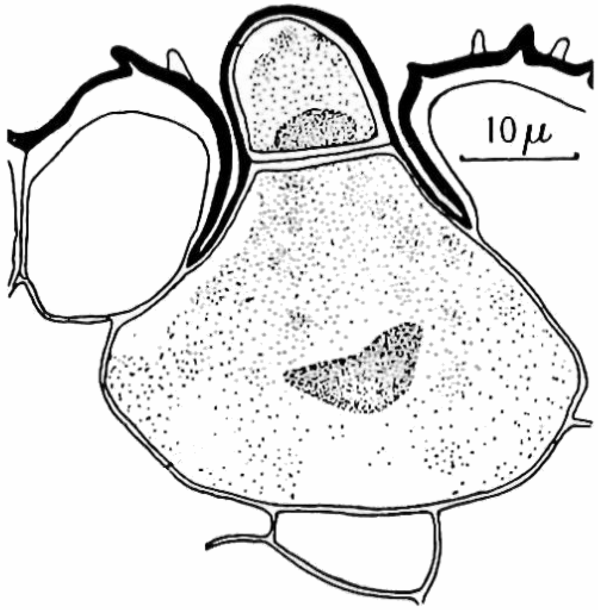


Fig. 99. Glandă secretoare de la *Spartina townsendii* (după Skelding şi Winterbotham, 1939)

La *Spartina townsendii*, structura glandei este de asemeni bicelulară (Fig. 99) (după Skelding şi Winterbotham, 1939).

Liphschitz şi Waisel (1974) realizează un studiu extins, dar concis, în ceea ce priveşte structura glandelor salifere la graminee.

Ei au scos în evidență faptul că glandele sunt prezente pe ambele fețe ale epidermei la speciile investigate, dispuse în şiruri longitudinale paralele cu nervurile. Fiecare glandă este formată din 2 celule: una bazală şi o una terminală. Celula bazală este asimilată cu celula colectoare, în timp ce celei terminale (superioare) i se atribuie funcția secretoare. Celulele conțin citoplasmă densă şi un nucleu proeminent, dar sunt lipsite de o vacuolă centrală. Ambele celulele sunt prevăzute cu pereți cutinizați şi suberificați. Cutinizarea este mai pronunțată la peretele extern al celulei secretoare şi la pereții celulei inferioare, care mărginesc celulele epidermice adiacente. Pereții celulei bazale sunt lignificați în partea lor superioară, cum ar fi în regiunea „gâtului de sticlă" a glandei. Structura de bază a glandei se menține la toate speciile investigate. Totuşi, apar şi variații în ceea ce priveşte structura şi funcționarea glandelor; acestea interesează atât forma celulei bazale, cât şi pe cea a celulei secretoare (Fig. 100, 101).

S-a constatat că unele glande sunt afundate în epidermă (*Spartina*), sau sunt localizate deasupra nivelului celule lor epidermice (*Bouteloua*). Există şi forme de tranziție între acestea glande semi-afundate (*Coelachyrum, Dinebra, Tetrapogon*) (Fig. 102); la unele specii, glanda are aspectul unui păr, cu celula secretoare îngustă şi alungită, situată deasupra bazei înguste (*Bouteloua, Tetranche dregei*) (Fig. 103).

Glande afundate apar şi la *Sporobolus*, iar glande în formă de păr, la *Crypsis*.

S-a demonstrat că la expunere cu NaCl, conținutul de sodiu s-a mărit în glandă, iar cel de potasiu a fost stopat; secreția clorului depinde de durata expunerii la tratament. Speciile cu glande afundate, cu celulă bazală mare, ovală, par să secrete mai multă sare decât speciile cu glande în formă de păr, care au celulă bazală îngustă şi o celulă secretoare alungită.

Toate aceste observații au fost puse în legătură cu habitatele şi distribuția speciilor. Trebuie precizat că secreția sărurilor apare de cele mai multe ori atunci când plantele sunt expuse unor condiții de habitat saline. Atunci când plantelor nu li se adaugă în mediu NaCl, secreția nu are loc. În aceste condiții, glandele pot fi confundate cu perii, mai ales atunci când sunt formate dintr-o celulă bazală şi o celulă secretoare alungită.

Credem că această observație a autorilor sus citați este deosebit de interesantă şi poate explica de ce uneori alți autori nu au identificat glande la specii de graminee.

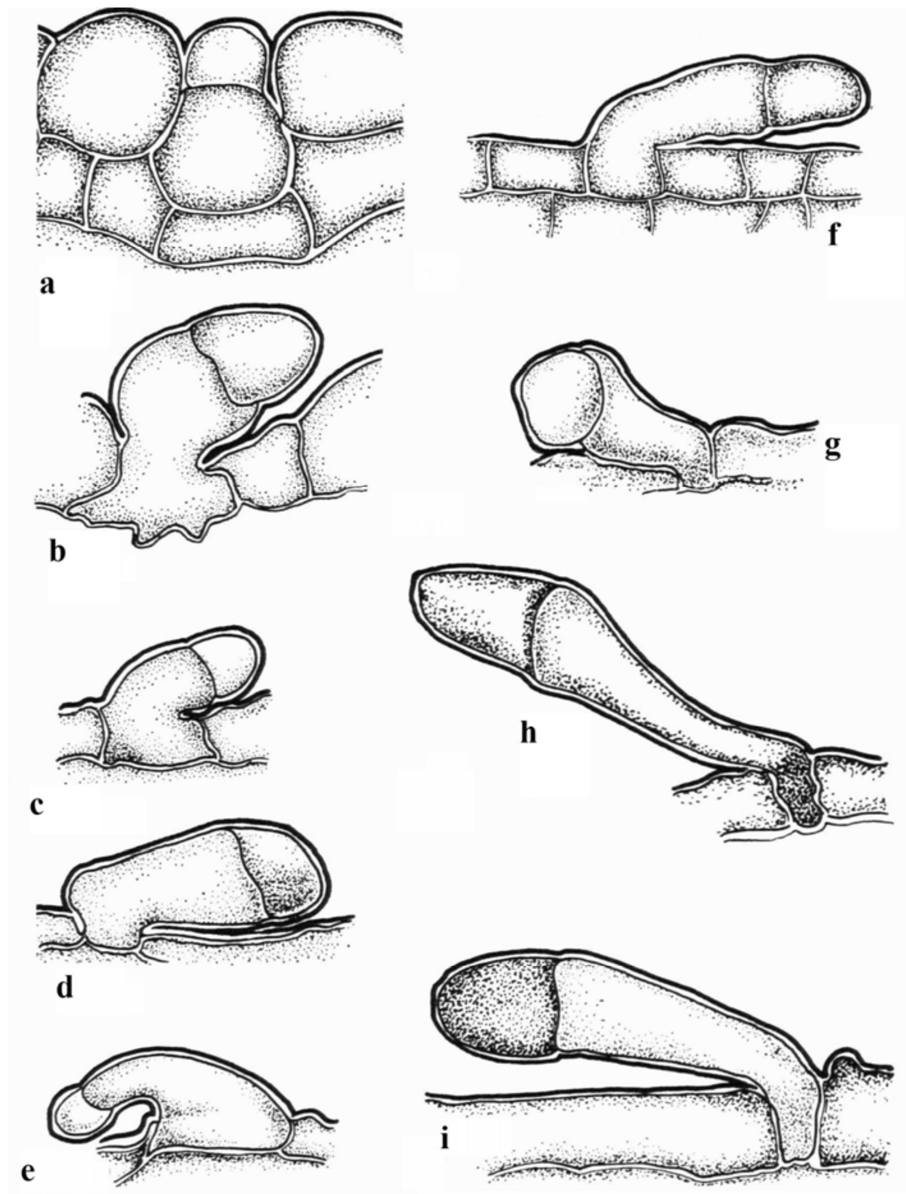


Fig. 100. Glande secretoare la diferite specii de graminee: a – *Spartina townsendii;* b – *Tetrapogon mossambicensis;* c – *T. tenellus;* d – *T. villosus;* e – *Dinebra aegyptiaca;* f – *Buchloe dactyloides;* g – *Bouteloua barbata;* h – *B. eripoda;* i – *B. gracilis* (după Liphschitz şi Waisel, 1974)

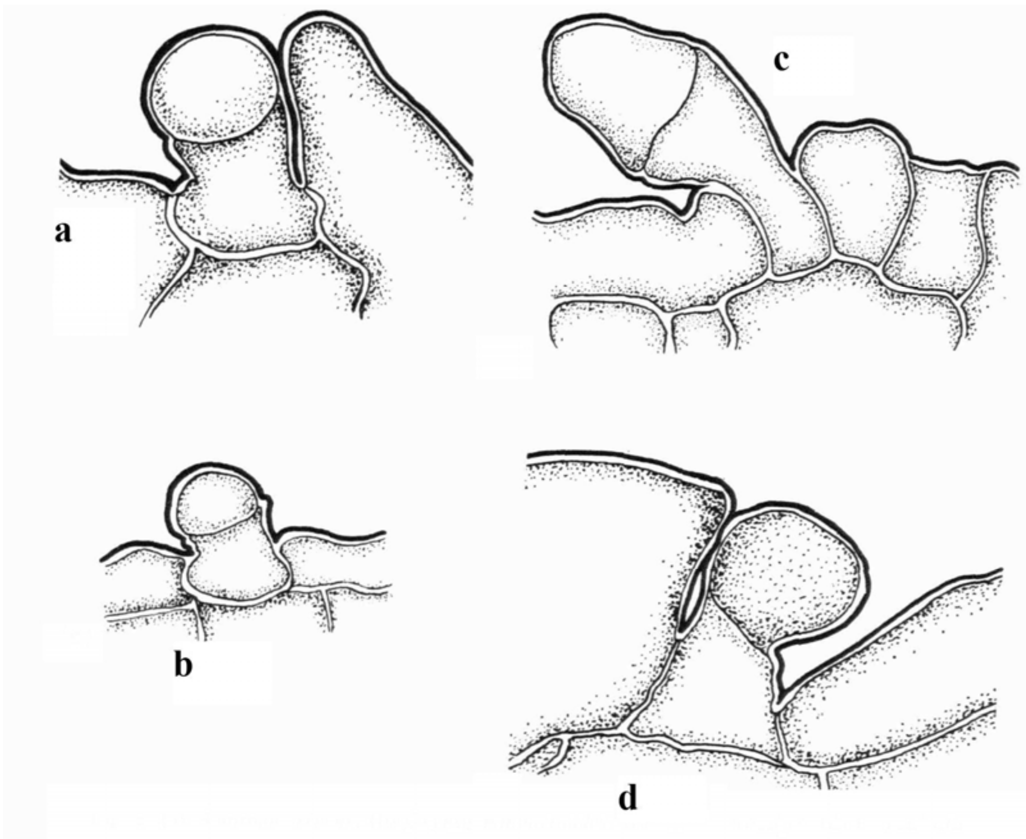


Fig. 101. Glande secretoare la diferite specii de graminee: a – *Aeluropus repens;* b – *Crypsis minuartioides;* c – *C. faktorouskyi;* d – *C. aculeata* (după Liphschitz şi Waisel, 1974)

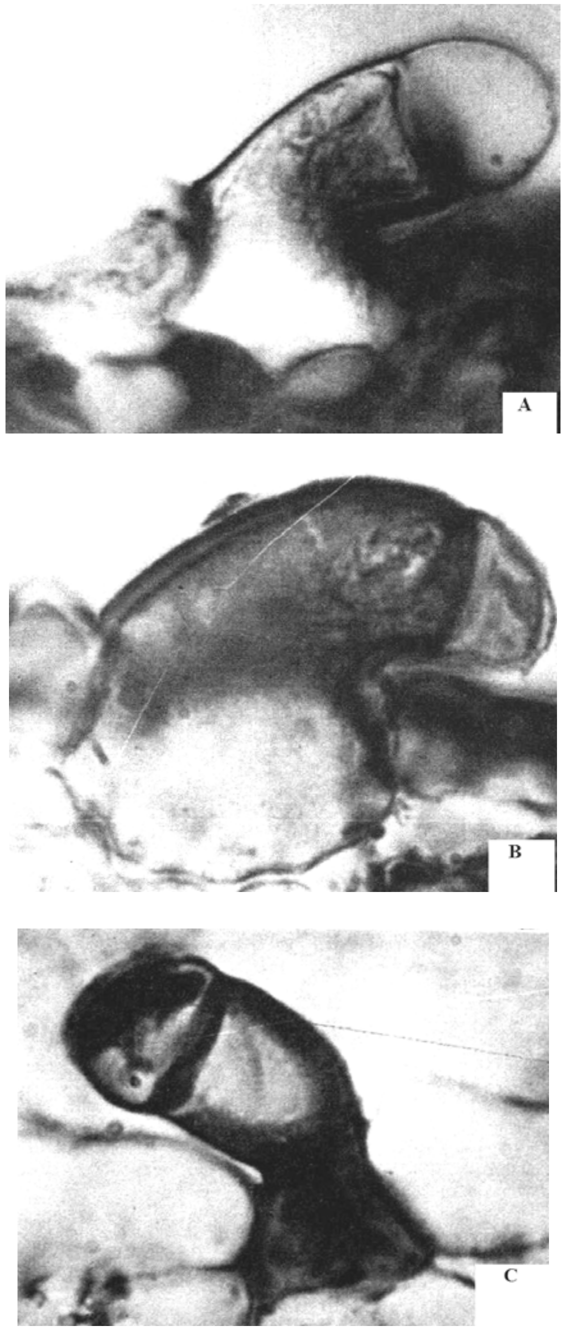
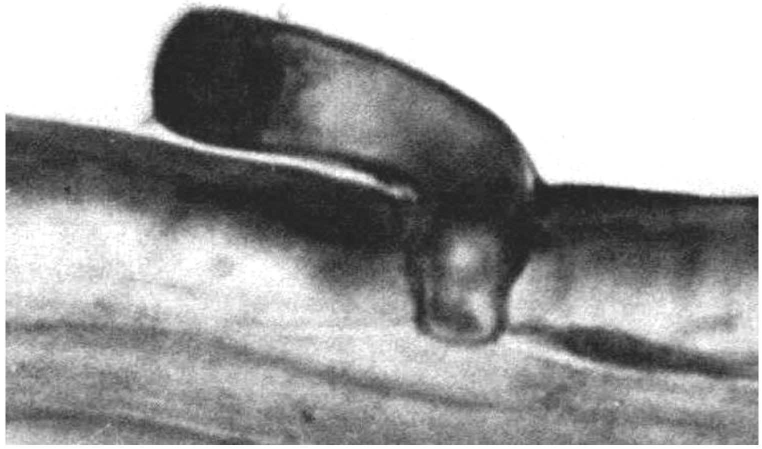
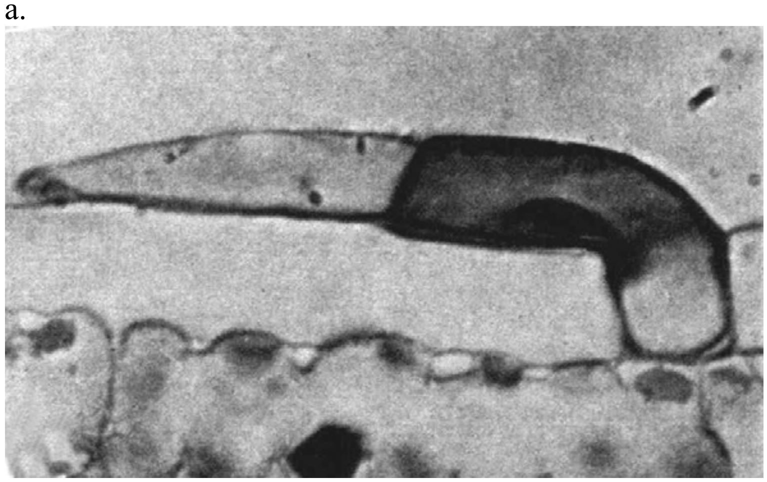


Fig. 102. Glande la diferite specii de graminee: A – *Coelachyrum brevifolium;* B – *Dinebra retrofleya;* C – *Tetrapogon spathulata* (după Liphschitz şi Waisel, 1974)



a.



b.

Fig. 103. Glande secretoare. a: *Tetranche dregei;* b: *Bouteloua curtipendula* (după Liphschitz şi Waisel, 1974)

Dar şi mai interesante sunt posibilele deducții care se desprind de aici. Existența glandelor salifere pe frunzele speciilor de *Chlorideae* sugerează că triburile respective au evoluat din strămoşi foarte apropiați sau comuni. Unii dintre aceştia trebuie să fi ocupat habitate saline. Aceasta este în legătură cu faptul că, experimental, creşterea plantelor se îmbunătățeşte dacă speciilor li se administrează un adaus salin. Asemenea elemente sugerează că toate speciile acestei subfamilii trebuie să fi avut glande

salifere. Se poate ca unele glande să fi evoluat în direcția microperilor la acele specii care au migrat în medii nesaline. Astfel, existența glandelor semiafundate la plantele care ocupă în prezent habitate nesaline ar putea sugera că schimbarea caracterului halofitic spre cel glicofitic ar fi avut loc relativ recent.

S-a demonstrat că şi la o specie de orez sălbatic, *Porteresia coarctata*, secreția sărurilor reprezintă un factor important în echilibrul sărurilor din frunze (Flowers T. J., Flowers S. A, Hajibagheri, Yeo, 1990).

Acest mecanism are loc cu ajutorul perilor secretori, care sunt uneori bifurcați, localizați la fața adaxială a frunzei. Ei proemină deasupra epidermei, sunt unicelulari cu o vacuolă electronodensă, acoperiți de cuticulă (Fig. 104).

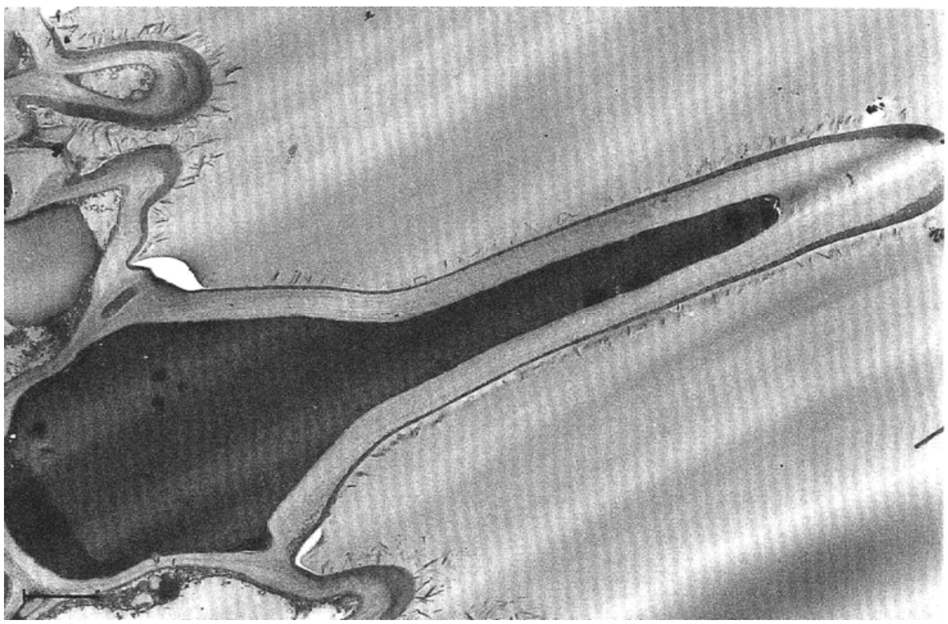


Fig. 104. Păr secretor la *Porteresia coarctata* (după Flowers et al., 1990)

S-a demonstrat experimental că, în condițiile salinizării, numărul acestor peri creşte. O dată cu creşterea concentrației externe de săruri se măreşte şi concentrația vacuolară de sodiu şi clor; aceasta este mai ridicată decât cea a celulelor mezofilului. Analizele cu raze X au confirmat faptul că la nivelul perilor plantelor expuse NaCl, raportul Na:K a fost mai mare decât în celulele mezofilului, şi anume 7:3, spre deosebire de 0:9, în condițiile unei salinități de 100 nM NaCl.

Putem astfel să „consemnăm” cea mai simplă structură a unei structuri secretoare de săruri, şi anume una unicelulară; nu se poate vorbi de o celulă bazală şi una secretoare. Nu se ştie însă dacă aceşti peri eliberează ionii prin simpla lor strivire (prăbuşire), ca în cazul perilor de la specii de *Atriplex*, sau dacă o asemenea formaţiune este capabilă să asigure, pur şi simplu, secreţia ionilor. Cert este că sărurile secretate de aceste glande reprezintă o proporţie însemnată din ionii care ajung la nivelul frunzei.

Ne permitem un scurt comentariu. Literatura străină nu pare atât de preocupată de delimitarea exactă a unor termeni, în sens didactic, foarte precis. Fie că pornesc de la definiţia lui Fahn (1988) a glandelor, pe care am amintit-o mai sus, fie că se concentrează mai mult pe aspectele funcţionale ale secreţiei; autorii străini nu se „hazardează” în aprecieri şi definiţii radicale, şi lasă de multe ori deschisă calea unor alte şi noi interpretări. Acesta este motivul pentru care, uneori, autori diferiţi folosesc termeni diferiţi, deşi discută aceeaşi structură anatomică.

Acesta este motivul pentru care şi noi am folosit, uneori, pe parcursul lucrării exprimări aparent mai vagi; am încercat, deci, să evităm expresii poate deşi mai precise, în egală măsură relative, şi care ar fi refuzat implicit caracterul de relativitate şi unicitate al multor fenomene care se desfăşoară în natură. Expresia „glande *salifere*” ne duce cu gândul la glande care conţin, care poartă (şi elimină, logic) sărurile; trebuie spus aici că glandele nu sunt structuri care produc, în sens strict, săruri, ci mai degrabă sunt dispozitive specializate de concentrare şi tranzit a sărurilor la exteriorul plantei. „Sărurile” (alt termen generic) sunt, practic, un produs al întregului metabolism al plantei.

Rămânând în acelaşi context al observaţiilor, iată că şi Skelding şi Winterbotham (1939), atunci când studiază formaţiunile secretoare de la *Spartina townsendii*, folosesc termenul de hidatode, şi nu pe cel de glandă. Fireşte, nu este vorba despre hidatode şi glande la aceeaşi specie, ci numai despre glande, care sunt numite încă hidatode. Deşi se precizează destul de clar şi fără echivoc faptul că „ *hidatodele secretă o soluţie de săruri, care conţine în principal NaCl* [..]” (lucr. cit. p. 78).

Glandele sunt deci structuri epidermice, răspândite pe ambele feţe ale limbului foliar (Fig. 105), nefiind în contact direct cu sistemul conducător al plantei. Se găsesc întotdeauna în contact cu ţesutul asimilator la faţa adaxială iar la faţa abaxială sunt separate de acesta doar printr-un strat de celule mari, incolore.

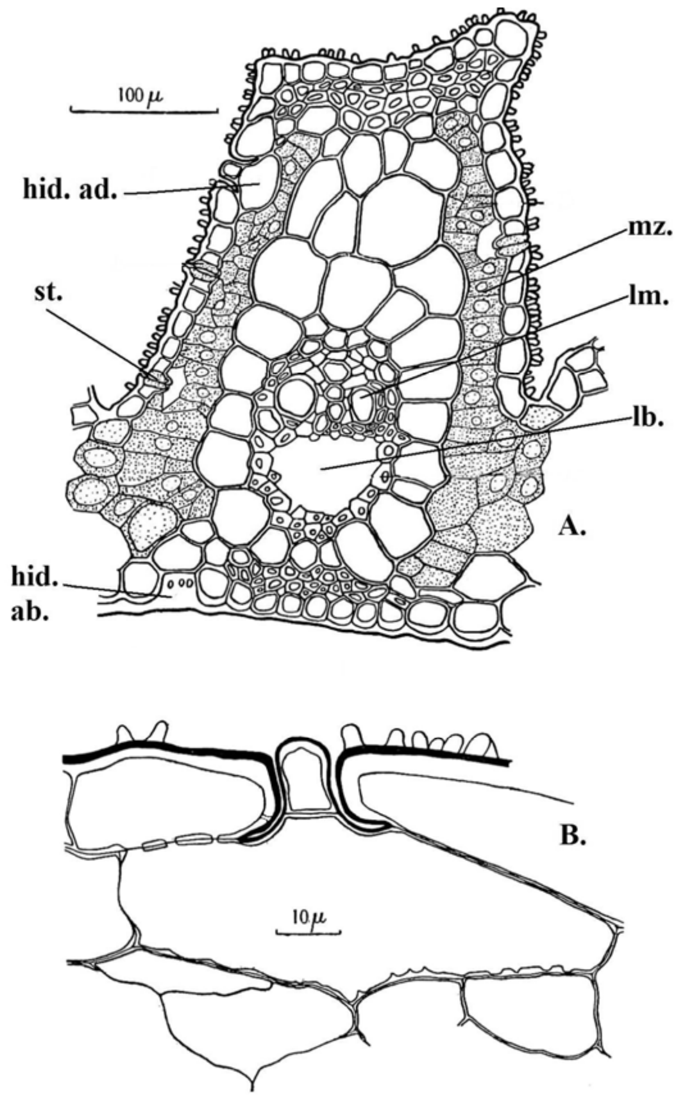


Fig. 105. *Spartina townsendii*; A – localizarea hidatodelor pe cele două fețe ale limbului foliar; B – hidatodă mărită; hid. ad. – hidatodă adaxială; hid. ab. - hidatodă abaxială; lb. – liber; lm. – lemn; mz. – mezofil; st. – stomată (după Skelding şi Winterbotham, 1939)

Glanda matură cuprinde 4 celule epidermice, aranjate în aşa fel încât lasă o deschidere cilindrică în epidermă (deschiderea glandei) şi o structură specializată formată din 2 celule, care constituie de fapt glanda propriu-zisă.

Celula bazală este mare, ataşată de cele 4 celule epidermice vecine, dar este afundată în țesutul frunzei, astfel încât lasă o mică depresiune cilindrică deasupra ei. Aceasta este delimitată de pereții a 2 celule epidermice din acelaşi şir longitudinal şi de o parte din pereții laterali ai celulelor epidermice din şirurile vecine.

Celula superioară, din vârful glandei, este celula „cap" şi poate fi privită ca o prelungire în continuarea peretelui celulei bazale; în plus, pe lângă alipirea la celula bază, ea este destul de liberă în deschiderea glandei (Fig. 106).

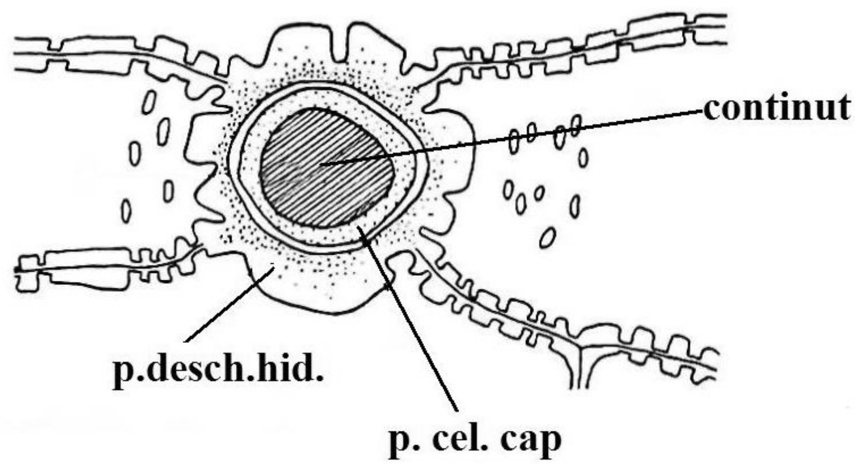


Fig. 106. *Spartina townsendii*. Epiderma foliară cu glandă, văzută de față; p. desch. hid. – peretele deschiderii hidatodei; p. cel. cap – peretele celulei cap (secretoare) (după Skelding şi Winterbotham, 1939)

Autorii oferă, de asemeni informații referitoare la dezvoltarea glandei. Astfel, cele două tipuri de celule ale glandei provin dintr-o singură celulă epidermică inițială, care se deosebeşte de celelalte celule epidermice chiar de când frunza tânără este în stadiul de mugur. Glanda inițială se dezvoltă mai rapid decât celelalte celule epidermice şi îşi datorează forma lărgirii părții bazale în mezofil şi proiecției părții externe la exteriorul suprafeței epidermei. Nucleul este de regulă mare (Fig. 107a).

Nucleul celulei inițiale suferă diviziuni mitotice normale (Fig. 107 b, c, d), un nucleu fiu rămâne în regiunea bazală a glandei tinere, iar celălalt trece în

regiunea cea mai externă a glandei. În timpul diviziunii celulare, care urmează imediat, un perete celular format în planul suprafeței frunzei pătrunde sub forma unei protuberanțe în celula inițială, pentru a forma celula secretoare (Fig. 107 d, e). Celula bazală creşte rapid şi curând capătă forma şi mărimea finale, însă celula secretoare creşte destul de puțin după diviziunea celulară. La puțin timp după diviziunea celulară, deschiderea hidatodei pare să fie rezultatul supracreşterii celulelor epidermice şi a coborârii celulelor glandulare în țesutul frunzei, până ce celula secretoare nu mai proemină deasupra epidermei (Fig. 99).

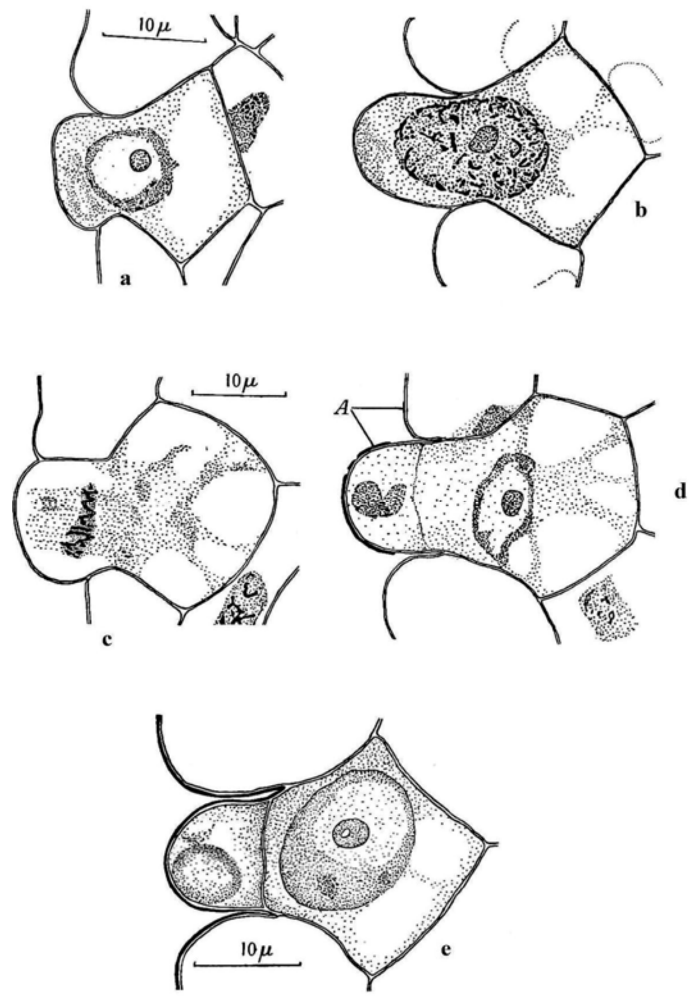


Fig. 107. *Spartina townsendii*. Stadiile de dezvoltare a glandei (după Skelding şi Winterbotham, 1939)

Marcum (2001) este de părere că, cel puţin la prima vedere, glandele gramineelor sunt asemănătoare cu microperii epidermici bicelulari. Deşi microperi asemănători glandelor au fost observaţi la toate subfamiliile de graminee, mai puţin la *Pooideae*, glande funcţionale au fost evidenţiate doar la *Chloridoideae*.

Glandele gramineelor se deosebesc de cele ale dicotiledonatelor, fiind formate, cum am mai spus, dintr-o celulă bazală, ataşată sau afundată în epidermă, şi dintr-o celulă cap (Fig. 108).

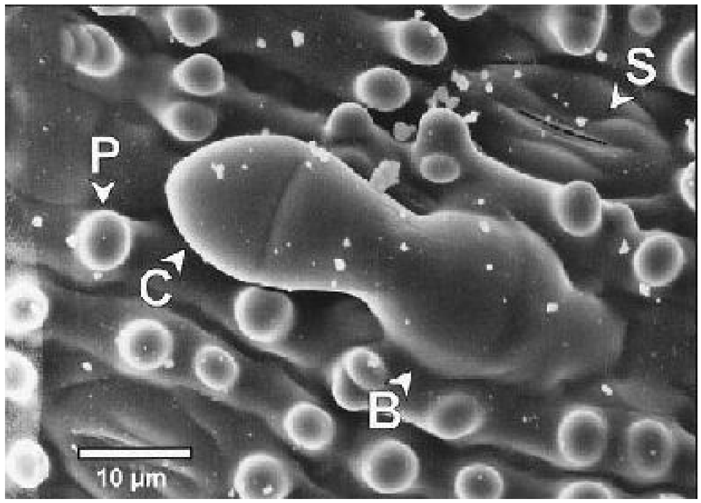


Fig. 108. Glandă saliferă la *Zoysia japonica*: B – celulă bazală; C – celulă cap; P – papilă; S - stomată (după Marcum, 2001)

Glandele au pereţii celulari cutinizaţi şi sunt adesea înconjurate de papile. Deşi există o structură de bază bicelulară, la aproape toate speciile de chloridoidee, aspectul glandelor poate varia (Fig. 119, 110, 111).

Uneori glandele sunt dispuse longitudinal în şiruri paralele, în vârful unor regiuni intercostale ale frunzelor, învecinate rândurilor de stomate. În unele situaţii, glandele sunt afundate în epidermă, cu celula bazală total sub nivelul epidermei, ca la unele specii deşertice; alteori, aceasta poate fi semi-afundată. Rareori, celula bazală se poate prelungi deasupra epidermei.

Mărimea glandelor la graminee variază între 25-70 µm.

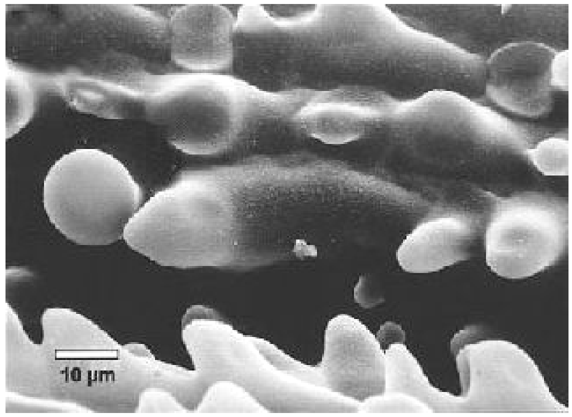


Fig. 109. Glandă de la *Distichlis spicata var. stricta*
(după Marcum, 2001)

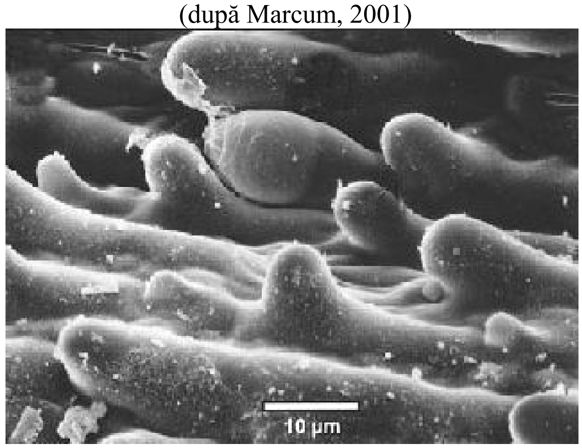


Fig. 110. Glandă de la *Cynodon dactylon*
(după Marcum, 2001)

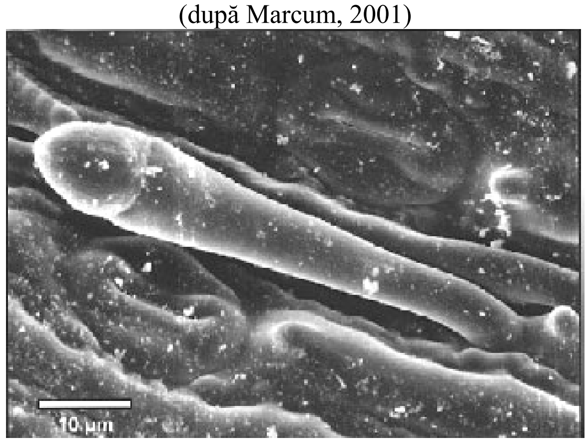


Fig. 111. Glandă de la *Buchloë dactyloides*
(după Marcum, 2001)

Din punct de vedere ultrastructural, glanda de la *Spartina* (Fig. 112, 113) se încadrează într-o categorie aparte, pe lângă cea fundamentată de carcateristicile glandelor de la *Limonium, Tamarix, Frankenia* şi după, cum vom mai discuta, alături de al treilea tip de structură secretoare,cea de la *Atriplex.*

Levering şi Thompson (1971) au arătat că fața externă a glandei este acoperită cu o cuticulă groasă, dar că pereții celulei bazale nu sunt cutinizați. Cuticula se bombează, la exteriorul celulei cap, formând o cavitate între ea şi peretele celulei secretoare. Au mai fost observate benzi fine, electronodense, de-a lungul cuticulei, sugerând existența unor mici pori. Peretele celulei secretoare este relativ gros, fiind destul de dens în apropierea plasmalemei, şi mult mai difuz în porțiunile externe. Plasmodesmele apar în peretele gros dintre celula bazală şi celula secretoare, precum şi între celula bazală şi celulele mezofilului. Nu au fost observate plasmodesme în peretele dintre celula bazală şi celulele epidermice adiacente.

Nucleul celulei bazale este destul de mare. Plastidele conțin plastoglobuli, stromă densă, câteva vezicule periferice şi membrane. Au fost observați şi dictiozomi, şi ribozomi şi reticul endoplasmic. Caracteristica esențială a celulei secretoare este nucleul mare şi citoplasma densă care conține mitocondrii şi plastide cu plastoglobuli.

Pe lângă aceste două tipuri de glande, pe care le-am discutat mai sus, mai există un tip aparte de structuri secretoare, şi anume perii veziculari (secretori) de la specii de *Atriplex*. Uneori, aceştia sunt tratați separat de glandele saline (Waisel, 1972), dar noi credem că trebuie considerați glande, în sens larg.

Aceşti peri acumulatori sunt prezenți la multe specii de halofite din familia *Chenopodiaceae*, mai ales la cele de *Atriplex*. Au fost evidențiați de mulți autori (Pyykko, 1966; Baumeister, Kloos, 1974; Troughton, Card, 1974; Fahn, 1988; Freitas, Breckle, 1993; Lüttge, 1971; Toderich et al., 2002; Waisel, 1972), şi sunt formați din două celule: o celulă pedicel, mică şi una veziculară („bladder"), mare (Fig. 114, 115). Structura celulei-pedicel este asemănătoare cu cea a diferitelor celule ale altor tipuri de glande. Este formată dintr-o citoplasmă densă, bogată în mitocondrii, reticul endoplasmic şi numeroase vezicule mici; conțin, de asemeni cloroplaste. Celulele-pedicel sunt conectate cu celulele veziculare sau cu cele ale mezofilului prin numeroase plasmodesme.

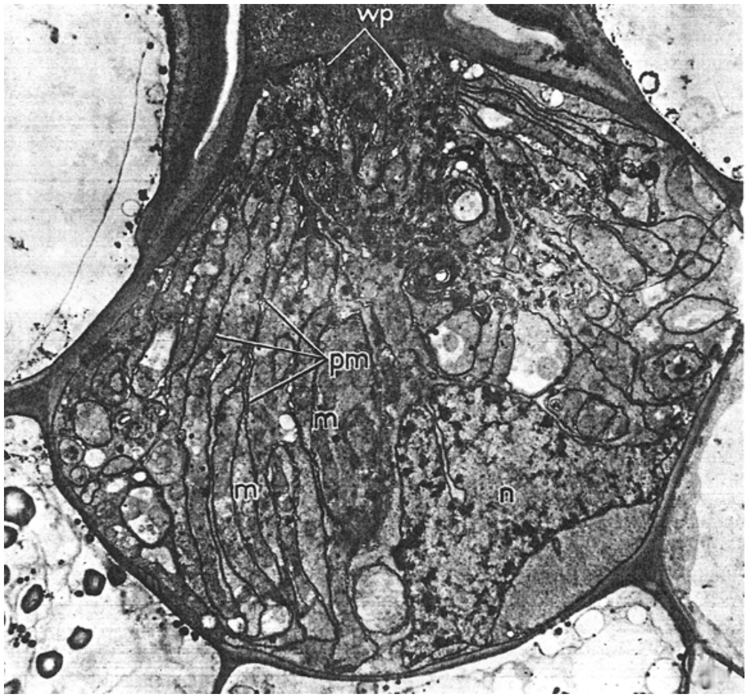


Fig. 112. *Spartina townsendii*. Celula bazală a glandei secretoare: m – mitocondrie; n – nucleu; pm – membrane „partiționante"; wp – protuberanță a peretelui (după Levering şi Thompson, 1971)

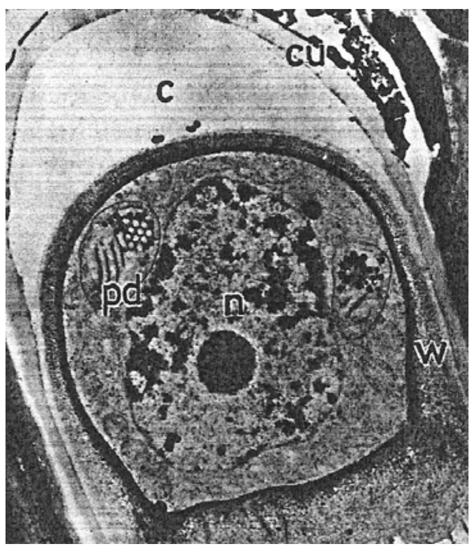


Fig. 113. *Spartina townsendii*. Celula secretoare (cap) a glandei; c – cavitate colectoare; cu – cuticulă; pd – plastid; n – nucleu; w – perete (după Thompson, 1975)

S-a demonstrat că, în cazul acestor celule veziculare, concentraţia sodiului şi a clorului este mai mare decât cea din celulele mezofilului şi mai mare decât cea a mediului extern. De regulă, conţinutul de sodiu este mai mare decât cel de sodiu. De asemeni, veziculele manifestă o electrononegativitate mai mare decât restul celulelor mezofilului şi decât cea a soluţiei externe. Deci, direcţia fluxului de săruri este dinspre mediul extern, prin mezofil, spre aceste structuri secretoare. De vreme ce acest proces are loc împotriva gradientului de concentraţie, se pare că procesul reclamă un consum energetic.

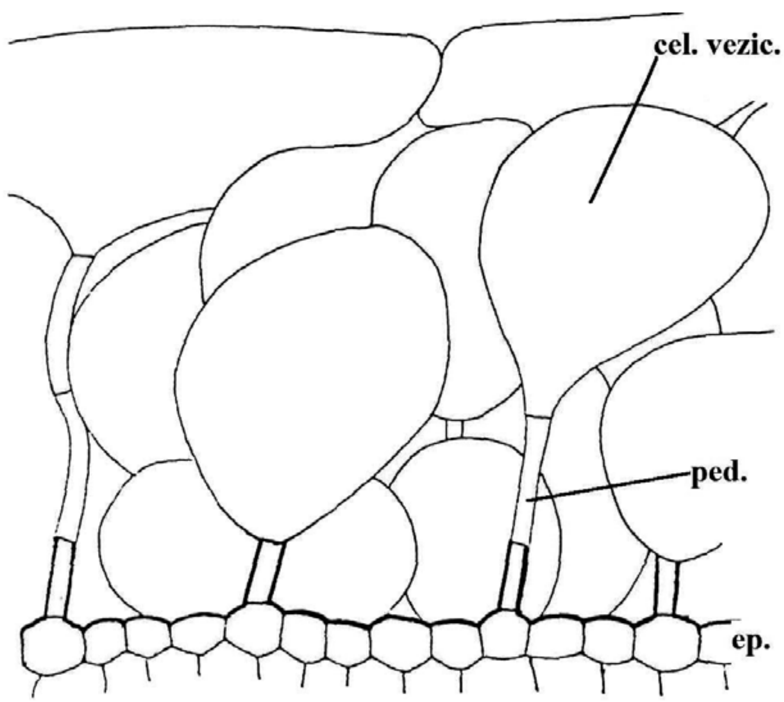


Fig. 114 *Atriplex halimus*. Peri secretori: ep. – epidermă; cel. vezic. – celulă veziculară; ped. – pedicel (după Fahn, 1988)

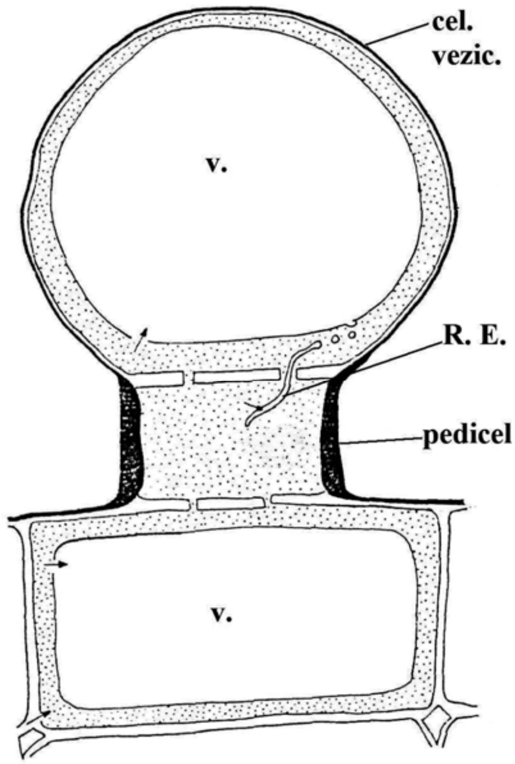


Fig. 115. *Atriplex halimus*. Păr secretor: v. – vacuolă; R. E. – reticul endoplasmic; cel. vezic. – celulă veziculară (după Fahn, 1988)

Aceşti peri au fost evidenţiaţi şi la *Atriplex leucoclada* (Fig. 116) (Bonnier, Leclerc du Sablon, 1905); autorii erau de părere că aceşti peri se umplu cu apă în perioadele umede, iar în cele secetoase, aceste rezerve sunt consumate; pereţii acestor celule, golite şi aplatizate, formează un înveliş care protejează planta împotriva deshidratării.

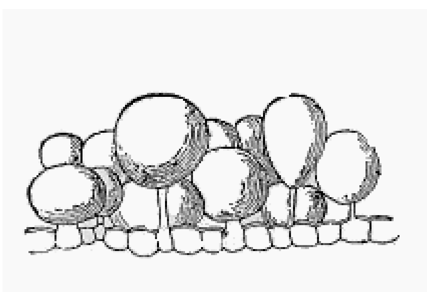


Fig. 116. Peri veziculari la *Atriplex leucoclada* (după Bonnier, Leclerc du Sablon, 1905)

Este o certitudine că perii veziculari reprezintă un important mecanism ce intervine în toleranța la săruri. La *Atriplex halimus,* aceştia joacă un rol important în îndepărtarea sării din frunze, prevenind astfel acumularea ionilor toxici în parenchim şi țesuturile vasculare. În acest fel se menține în celulele frunzelor un nivel relativ constant al sărurilor (Mozafar şi Goodin, 1970). În plus, s-a demonstrat că, în interiorul acestor celule veziculare, concentrațiile de Na şi K sunt foarte ridicate şi cresc dacă plantele sunt supuse unor tratamente saline. Şi conținutul de clor se măreşte în aceste condiții, ceea ce echilibrează mare parte din ionii de Na şi K în peri. Se mai presupune că perii măresc transpirația, ceea ce duce la acumularea sărurilor în interiorul lor.

Şi la *Atriplex buchananii* (Troughton şi Card, 1974), perii veziculari (Fig. 117) sunt implicați în toleranța la săruri din habitatele saline. În plus, la această toleranță pot contribui existența frunzelor mici, a stratului de ceară epicuticulară, rezistenței stomatice ridicate.

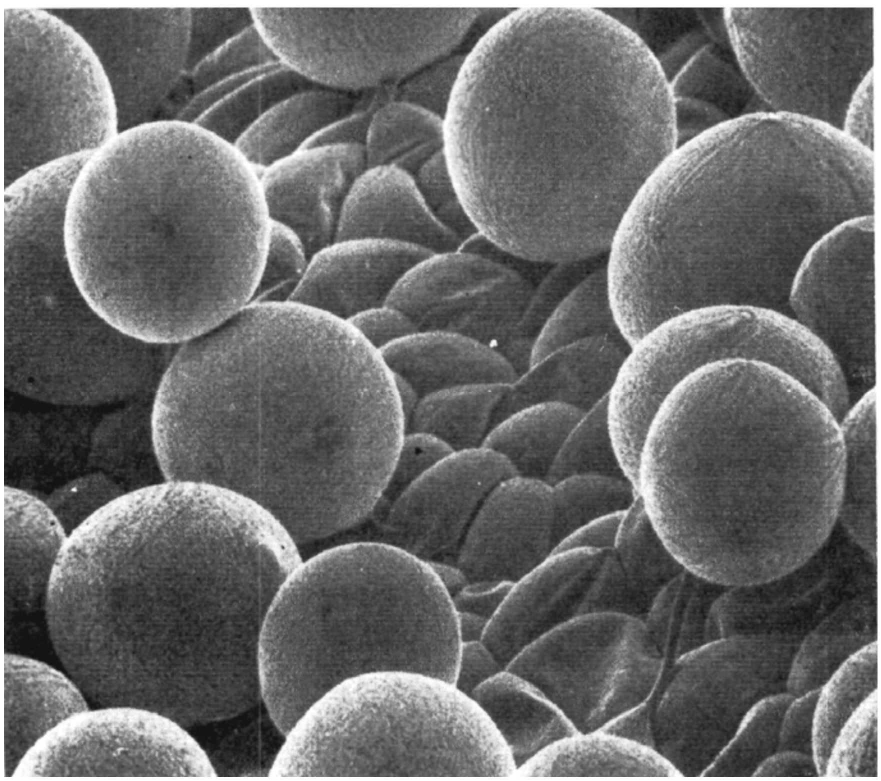


Fig. 117. Peri veziculari la *Atriplex buchananii* (după Troughton şi Card, 1974)

Acest tip de structură secretoare a fost evidențiat şi la alte genuri din familia *Chenopodiaceae*: *Chenopodium* (Brian, Cattlin, 1968), *Halimione* (Baumeister, Kloos, 1974; Grigore, *date nepublicate*). Cu toate acestea, perii de la *Atriplex* au fost mai bine studiați.

Din punct de vedere ultrastructural, această glandă se încadrează într-o categorie aparte, fiind acoperită de cuticulă, având pereții laterali ai celulei-pedicel complet cutinizați şi/sau suberificați (Lüttge, 1971). Este o observație interesantă deoarece, plecând de la această constatare, se pot purta discuții în înțelegerea mecanismului de funcționare a acestor peri.

Studiile de microscopie electronică ale lui Smaoui (1971) (cf. Thompson, 1975) au arătat că aceşti pereți nu sunt în întregime cutinizați, ci au un strat cuticular extern dens, un strat mijlociu şi un strat striat intern. Oservațiile lui Thompson (1975) susțin aceste observații, în sensul că porțiunea internă a pereților celulei-pedicel nu este cuticularizată (Fig. 118).

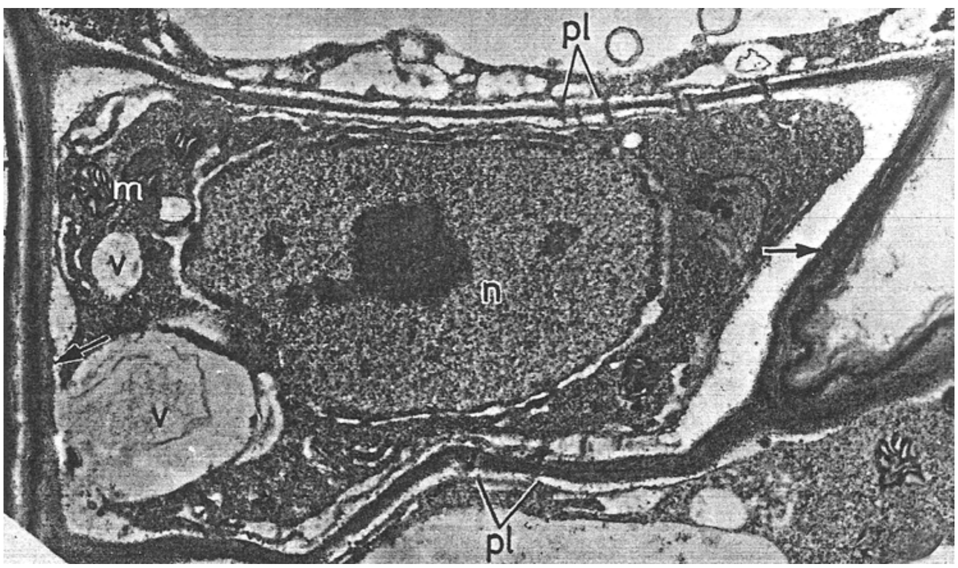
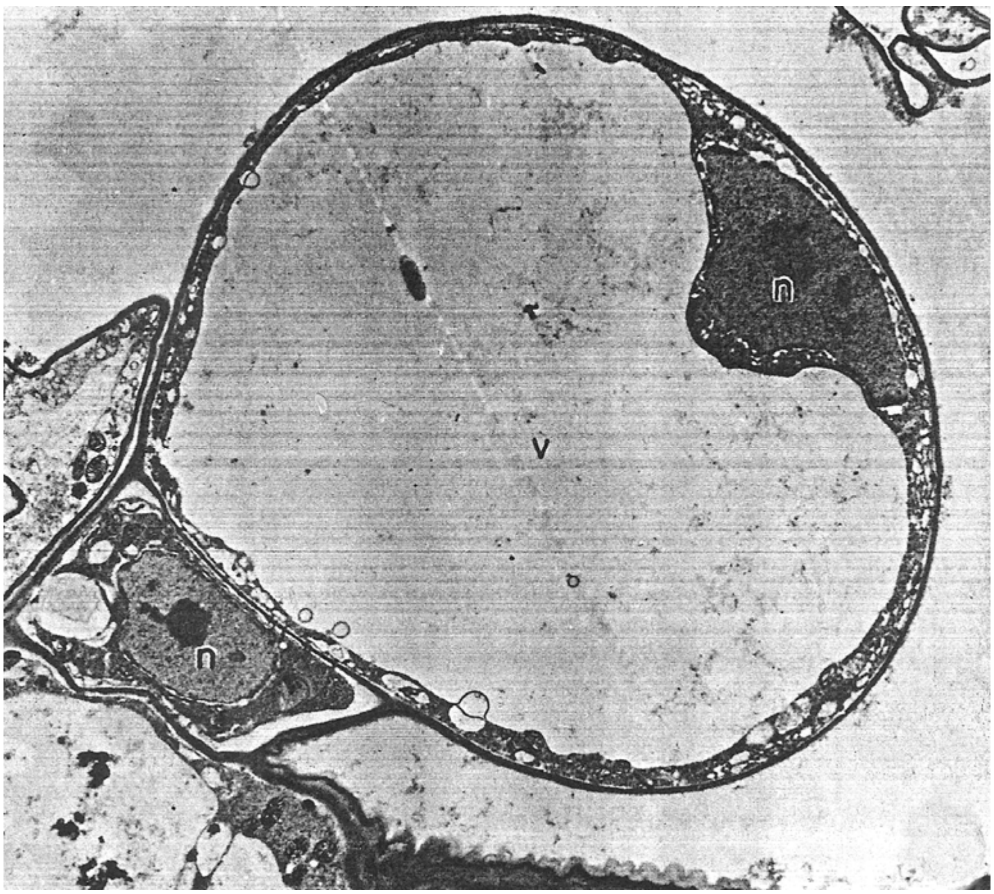


Fig. 118. Celula-pedicel a glandei secretoare de la *Atriplex sp.* m – mitocondrii; n – nucleu; pl – plasmodesme; v – vacuolă; săgeata indică faptul că porțiunea internă a peretelui lateral este lipsită de material cuticular (după Thompson, 1975)

Au fost semnalate plasmodesme la nivelul peretelui dintre celula epidermică şi celula-pedicel, precum şi la nivelul peretelui dintre celula-pedicel şi celula veziculară. Aceasta din urmă are numeroase mitocondrii, vacuole mici şi citoplasmă densă. Osmond et al. (1969) (cf. Thompson, 1975) au precizat că celula-pedicel este prevăzută cu reticul endoplasmic şi poate avea cloroplaste, cu tilacoizi moderat dezvoltaţi.

Celula veziculară (Fig. 119) are o vacuolă centrală, citoplasmă parietală cu mitocondrii, vezicule mici, dictiozomi şi cloroplaste.



Fg. 119. Celulă veziculară a glandei secretoare de la *Atriplex sp.* n – nucleu; v – veziculă (după Thompson, 1975)

Relativa cutinizare a pereților laterali ai celulei-pedicel l-a determinat pe Lüttge (1971) să compare aceşti pereți cu benzile caspariene ale endodermei rădăcinii (Fig. 120).

La *Atriplex,* sărurile se acumulează în vezicula celulei veziculare şi, prin ruperea ulterioară a acesteia, sărurile sunt eliberate la suprafața frunzei; este un mecanism diferit față de cel care guvernează secreția la tipul glandular *Limonium-Tamarix.*

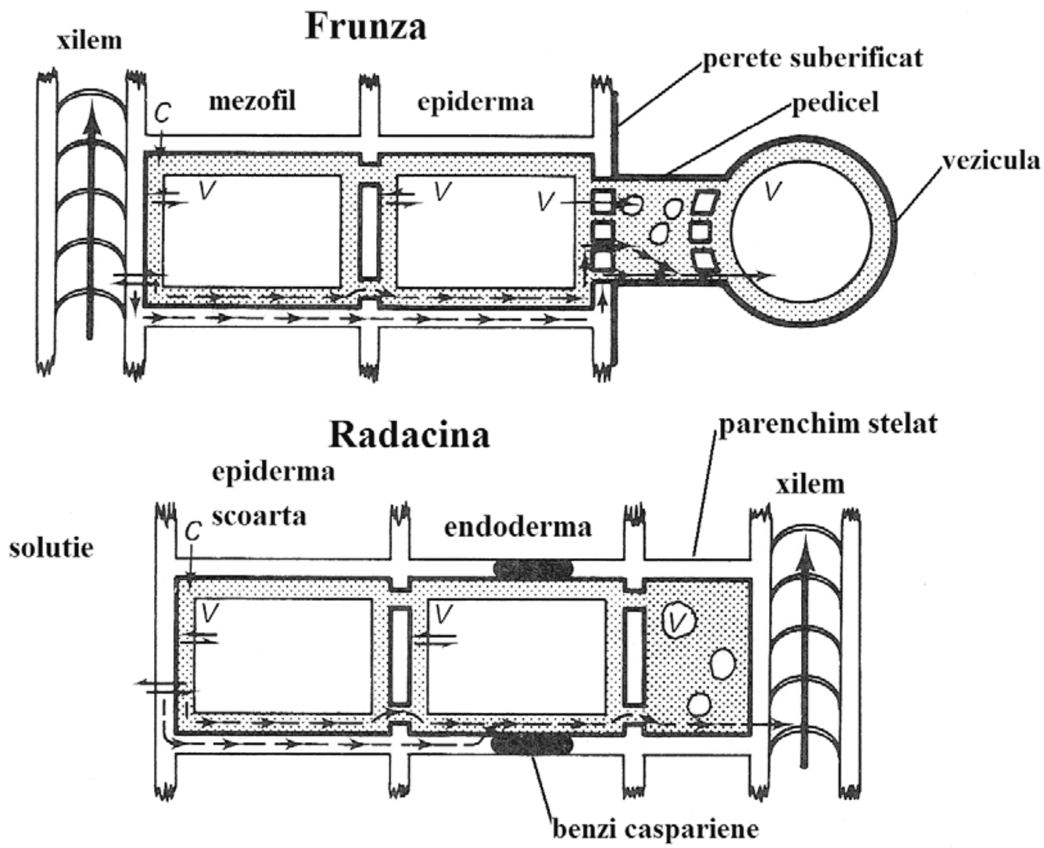


Fig. 120. Model comparativ (de transport) al glandelor şi a rădăcinii, reliefând anumite analogii în ceea ce priveşte transportul la distanță al soluției solului. În ambele cazuri, mişcarea „sării” prin peretele celular este controlată de depozitele de suberină din pereți (adaptat după Lüttge, 1971)

Deşi este o ipoteză interesantă, aceasta a fost mult dezbătută şi controversată iar investigații suplimentare au demonstrat caracterul relativ al acestui model.

La *Atriplex tatarica*, de asemeni am evidențiat peri la nivelul epidemei limbului foliar (Fig. 121) (Grigore şi Toma, 2008).

Investigațiile noastre au identificat formațiuni secretoare de săruri la *Halimione verrucifera*, atât la nivelul epidermei pețiolului, cât şi la nivelul limbului foliar (Fig. 122, 123) (Grigore, date *nepublicate*).

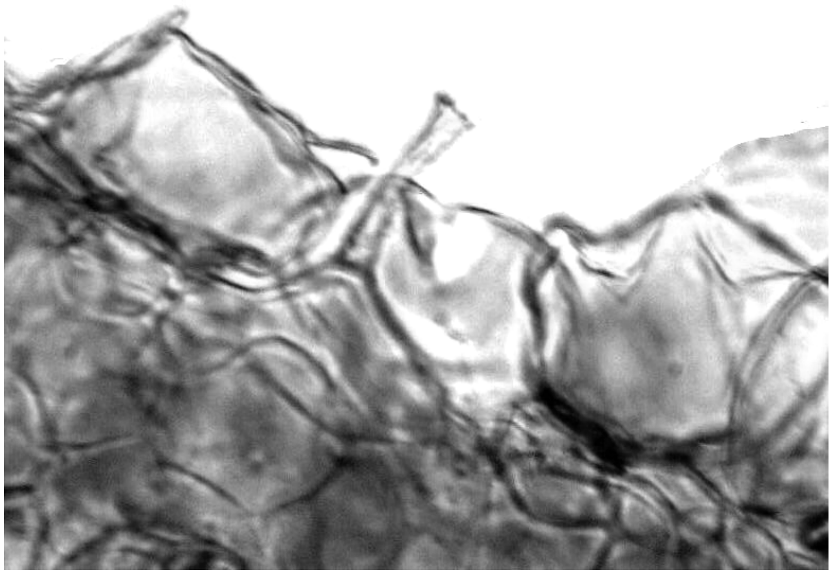


Fig. 121. Peri veziculari la *Atriplex tatarica*. Se poate observa, în centru, pedicelul glandei, lipsit de veziculă, flancat de două celule veziculare, situate în alt plan al secțiunii (după Grigore şi Toma, 2008)

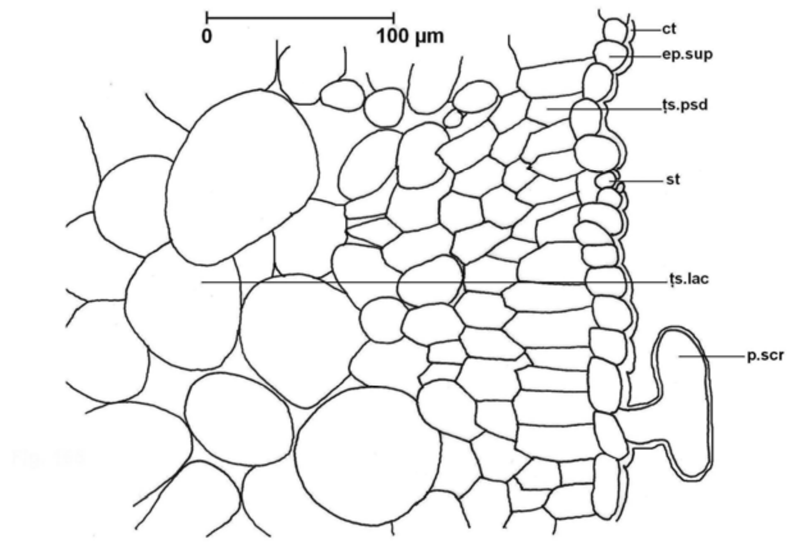


Fig. 122. Pețiol de *Halimione verrucifera* (p. scr. – păr secretor; ct. – cuticulă; ep. sup. – epidermă superioară; st. – stomată; țes. lac. – țesut lacunos; ț s. psd. – țesut palisadic) (după Grigore, date nepublicate)

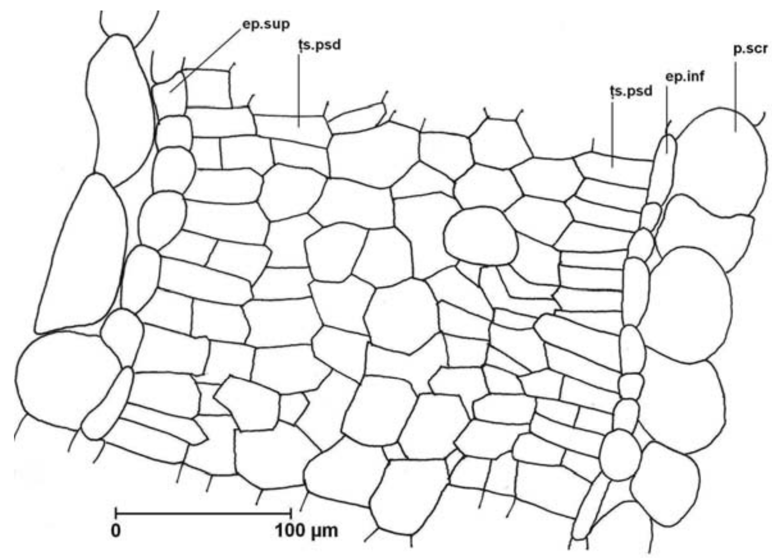
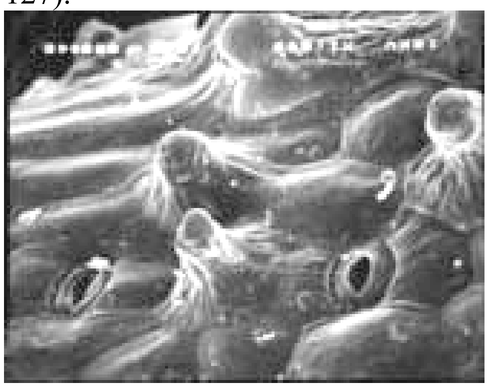


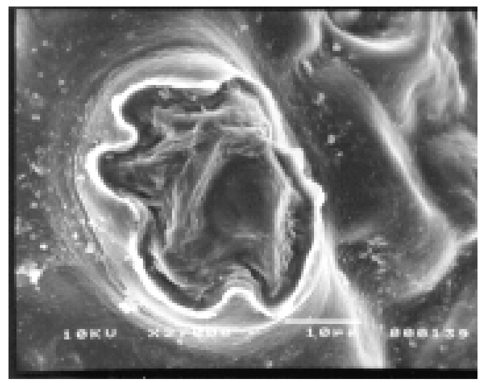
Fig. 123. Limb foliar la *Halimione verrucifera* (p. scr. – păr secretor; ep. inf. – epidermă inferioară; ep. sup. – epidermă superioară; ț s. psd. – țesut palisadic) (după Grigore, date nepublicate)

Structuri glandulare (secretoare) de săruri au fost evidenţiate şi studiate la grupe de halofite ce populează regiuni aride şi salinizate/metalifere din Uzbekistan (Toderich et al., 2002). Aceste studii sunt deosebit de utile, deoarece se are în vedere fitoremedierea acestor suprafeţe salinizate sau contaminate cu metale grele, în acest sens fiind necesare date referitoare la adaptările halofitelor şi la posibilitatea lor de a fi folosite în acest sens. Cu acest prilej se poate descrie o nouă categorie „ecologică” de halofite, şi anume metalohalofitele.

S-a demonstrat că glandele sunt mecanisme ce joacă un rol important în toleranţa plantelor ce populează asemenea ecosisteme afectate de salinizare şi contaminare cu diferite metale.

Formaţiuni secretoare au fost evidenţiate la *Salsola pestifer* (Fig. 124), *S. orientalis* (Fig. 125), *S. paulsenii* (Fig. 126), *S. leptoclada* (Fig. 127).


Fig. 124.


Fig. 125.

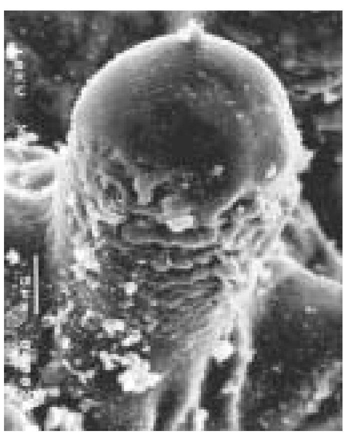

Fig. 126.


Fig. 127.

Structuri secretoare la: *Salsola pestifer* (Fig. 124); *S. orientalis* (Fig. 125); *S. paulsenii* (Fig. 126); *S. leptoclada* (Fig. 127) (după Toderich et al., 2002)

De fapt, speciile de *Salsola* din aceste regiuni sunt grupate în două categorii: specii cu structuri glandulare secretoare de săruri şi specii care acumulează sărurile, ceea ce corespunde de fapt celor două strategii majore din acest punct de vedere: specii care secretă şi specii care acumulează săruri.

Bibliografie

1. AMARASINGHE L.W., 1989 – Variation in salt secretory activity of microhairs in grasses. Aust. J. Plant Physiol., 16: 219-229
2. BATANOUNY K. H., 1973 – Kallkdrusen von Limoniastrum monopetalum. Naturwiss. Rundschau, 26: 213-214
3. BATANOUNY K. H., ABO SITTA Y. M., 1977 – Eco-physiological studie son halophytes in arid and semi-arid zones. I. Autecology of the salt-secreting halophyte Limoniastrum monopetalum (L.) Boiss. Acta Bot. Acad. Sci. Hung., 23 (1-2): 13-31
4. BAUMEISTER W., KLOOS G., 1974 – Über die salzsekretion bei *Halimione portulacoides* (L.) Aellen. Flora, 163: 310-326
5. BONNIER G., LECLERC DU SABLON L., 1905 – Cours de Botanique. Phanérogames. Librairie Générale de l´ Enseignement, Paris.
6. BOON P. I., ALLAWAY W. G., 1982 – Assessment of leaf washing techniques for measuring salt secretion in *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. Austral. J. Plant. Physiol., 9: 725-734
7. BRIAN R. C., CATTLIN N. D., 1968 – The surface structure of leaves of *Chenopodium albul* L. Ann. Bot., 32: 609-612 (abstract)
8. BRUNNER C., 1909 – Beiträge zür vergleichenden Anatomie der Tamaricaceae. Jahrb. f. Wiss. Anst. Hamburg, 27: 89-162
9. CAMPBELL C. J., STRONG J. E., 1964 – Salt gland anatomy in *Tamarix pentandra*. Southwest Nat., 9: 232-238
10. CAMPBELL N., THOMSON W. M., PLATT K., 1974 – The apoplastic pathway of transport to salt glands. J. Exp. Bot., 25 (84): 61-69
11. CAMPBELL N., THOMSON W. W., 1976 – The ultrastructure of *Frankenia* salt glands. Ann. Bot., 40: 681-686
12. DAS S., 2002 – On the ontogeny of stomata and glandular hairs in some Indian mangroves. Acta Bot. Croat., 61 (2): 199-205
13. DECKER J. P., 1961 – Salt secretion by *Tamarix pentandra* Pall. Forest Sci., 7: 214-217
14. DRENNAN P., PAMMENTER N. W., 1982 – Physiology of salt excretion in the mangrove *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. New Phytol. , 91: 597-606
15. FAHN A., 1967 – *Plant Anatomy*. Pergamon Press, London

16. FELLER I. C., SITNIK M., 1996 – *Mangrove Ecology: a manual for a field course*. Smithsonian Institution, Washington, DC
17. De FRAINE E., 1916 - The morphology and anatomy of the genus *Statice* as represented at Blakeney Point. I. *Statice binervosa* G. E. Smith and *Statice bellidifolia* D. C. (= *Statice reticulata*). Ann. Bot. (London), 30: 239-282 (abstract)
18. FAHN A., 1988 – Secretory tissues in vascular plants. New. Phytol., 108*:* 229-257
19. FITZGERALD M. A., GALLAWAY W. G., 1991 – Appoplastic and symplastic pathways in the leaf of the grey mangrove *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. New Phytol., 119: 217-226
20. FITZGERALD M. A., ORLOVICH D. A., GALLAWAY W. G., 1992 – Evidence that abaxial leaf glands are the sites of salt secretion in leaves of the mangrove *Avicennia marina* (Forssk.) Vierh. New Phytol., 120: 1-7
21. FLOWERS T. J., FLOWERS S. A., HAJIBAGHERI M. A., YEO A. R., 1990 – Salt tolerance in the halophytic wild rice, *Porteresia coarctata* Tateoka. New Phytol., 114: 675-684
22. FREITAS H., BRECKLE S.-W., 1993 – Accumulation of nitrate in bladder hairs of *Atriplex* species. Plant. Physiol. Biochem., 31: 887-892
23. GRIGORE M. N., TOMA C., 2008 - Ecological anatomy of halophyte species from the *Chenopodiaceae* family. Advanced Topics on Mathematical Biology and Ecology (Proceedings of the 4th WSEAS International Conference on Mathematical Biology and Ecology –MABE '08, Acapulco, Mexico, January 25-27, 2008): 62-67
24. HABERLANDT G., 1914 – Physiological plant anatomy. London: MacMillan Co., Ltd.
25. HELDER R. J. , 1956 – The loss of substances by cells and tissues (salt glands). In: Ruhland, W. (Ed.): Handbuch der Pflanzenphysiologie, vol. 2: 468-488. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer.
26. LEVERING C. A., THOMPSON W. W., 1971 – The ultrastructure of the salt gland of *Spartina foliosa*. Planta, 97: 183
27. LEVITT J., 1972 – Response of plants to environmental stresses. Academic Press, New York
28. LIPHSCHITZ N., WAISEL Y., 1974 – Existence of salt glands in various genera of the Gramineae. New Phytol., 73: 507-513

29. LÜTTGE U., 1971 – Structure and function of plant glands. Ann. Rev. Plant.Physiol., 22 : 23-44
30. MARCUM K. B., 1999 – Salinity tolerance mechanisms of grasses in the subfamily Chloridoideae. Crop Sci, 39: 1153-1160
31. MARCUM K. B., 2001 – Growth and physiological adaptations of grasses to salinity. In *Handbook of plant and crop physiology*, second edition, PESSARAKLI M. (ed.), Marcel Dekker, Inc., New York, Basel, p. 623-636
32. MARCUM K. B., MURDOCH C. L., 1990 – Salt glands in the Zoysieae. Ann. Bot., 66: 1-7
33. MARLOTH R., 1887 – Zur Bedeutung der Salz Drüsen der Tamariscineen. Ber. deutsch. bot. Ges., 5: 319-324
34. MAURY P., 1886 – Sur l´organisation et distribution géographique des Plombaginacées. Ann. Sci. Nat., sér. 7, Bot., 4: 1-134.
35. METCALFE C.R., CHALK L., 1972 - *Anatomy of the Dicotyledons*. Clarendon Press, Oxford, 2: 1075-1084
36. MOȚIU TAMARA, TOMA C., TIRON ANA, NIȚĂ MIHAELA, 1987 – Contribuții la cunoaşterea structurii organelor vegetative de *Limonium gmelini* (Willd). O. Ktze. An. Şt. Univ. „Al. I. Cuza” Iaşi, s. II a (Biol.), 33: 11-14
37. MOZAFAR A., GOODIN J.R., 1970 – Vesiculated hairs: a mechanism for salt tolerance in *Atriplex halimus* L. Plant. Physiol., 45 : 62-65
38. POLLAK G., WAISEL Y., 1979 - Ecophysiology of salt secretion in *Aeluropus littoralis* (Gramineae). Physiologia Plantarum, 47: 407-416
39. PYYKKŐ M., 1966 – The leaf anatomy of East Patagonian xeromorphic plants. Ann. Bot. Fennici, 3 (3): 453-622
40. ROZEMA J., RIPHAGEN J., 1977 – Physiology and ecological relevance of salt secretion by the salt gland of *Glaux maritima* L. Oecologia (Berl.), 29: 349 (abstract)
41. ROZEMA J., GUDE H., 1981An ecophysiological study of the salt secretion of four halophytes. New Phytol., 89: 201-217
42. RUHLAND W., 1915 – Untersuchungen über die Hautdrüsen der Plumbaginaccen. Ein Beitrag zur Biologie der Halophyten. Jahrb. f. Wiss. Bot., 55: 409-498
43. SCHOLANDER P. F., 1968 – How mangroves desalinate water. Physiol. Plant., 21: 251-261

44. SCHOLANDER P. F., HAMMEL H. T., HEMMINGSEN E. A., GARRY W., 1962 – Salt balance in mangroves. Plant. Physiol., 37 (6): 722-729
45. SCHOLANDER P. F., HAMMEL H. T., BRADSTREET E. D., HEMMINGSEN E. A., 1965 – Sap pressure in vascular plants. Sci., 148: 339-345
46. SCHOLANDER P. F., BRADSTREET E. D., HAMMEL H. T., HEMMINGSEN E. A., 1966 – Sap concentration in halophytes and some other plants. Plant. Physiol., 41: 529-532
47. SCHTSCHERBACK J., 1910 – Über die Salzausscheidung durch die Blätter von *Statice gmelini.* (Vorläufige Mitteilung). Ber. deutsch. bot. Ges., 28: 30-34
48. SHIMONY C., FAHN A., 1968 – Light and electron microscopical studie son the structure of salt glands of *Tamarix aphylla* L. J. Linn. Soc. Bot. London, 60: 283-288
49. SKELDING A. D., WINTERBOTHAM J., 1939 – The structure and development of the hydathodes of *Spartina townsendii* Groves. New Phytol., 39: 69-79
50. SOLEREDER H., 1899 – Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Fr. Enke Verlag, Sttutgart
51. STOCKING C., 1956 – Guttation and bleeding. In: Ruhland, W. (Ed.): Handbuch der Pflanzenphysiologie, vol. 3: 489-502. Springer, Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg
52. TALEISNIK E. L., ANTON A.M., 1988 – Salt glands in *Pappophorum* (Poaceae). Ann. Bot., 62: 383-388 (abstract)
53. THOMSON W. W., 1975 – The structure and function of salt glands. In. *Plants in saline environments*, POLJAKOFF-MAYBER A., GALE J. (eds.), Springer Verlag, Berlin, Heidelberg,New York: p. 118-146
54. THOMSON W. W., LIU L. L., 1967 – Ultrastructural features of the salt gland of *Tamarix aphylla* L. Planta, 73: 201-220
55. THOMSON W. W., BERRY W. L., and LIU L. L., 1969 – Localization and secretion of salt by the salt glands of *Tamarix aphylla*. Proc. Nat. Acad. Sci. U. S., 63: 310-317
56. TODERICH K.N., TSUKATANI T., BLACK C.C., TAKABE K.,KATAYAMA Y, 2002 - Adaptation of plants to metal/salt contamined environments: glandular structure and salt excretion. Kyoto Institute of Economic Research, Kyoto University, Discussion Paper no.552, 18 p.

57. TROUGHTON J. H., CARD K.A., 1974 – Leaf anatomy of *Atriplex buchananii.* New. Zeal. Bot. J., 12: 167-177.
58. VOLKENS G., 1884 – Die Kalkdrüsen der Plumbagineen. Ber. deutsch. bot. Ges., 2: 334-342.
59. VUILLEMIN P., 1887 – Quelques glandes épidermiques. Ann. Sci. Nat., sér. 7, Bot., 5: 153-177
60. WAISEL Y., 1972 – *Biology of halophytes*. Academic Press, New York, London
61. WAISEL Y., NEUMANN R., ESHEL Y., 1966 – Mineral uptake of plants. Mada, 10: 273-279
62. WORONIN M., 1885 – Notiz über die Structur der Bläter von Statice monopetala L. Bot. Zeit., 43: 177-191
63. ZIEGLER H., LÜTTGE U., 1967 – Die Salzdrüsen von *Limonium vulgare*. II. Mitteilung: Die Lokalisierung des Chlorids. Planta, 74: 1-17

Tipuri de structuri foliare la halofite, între evoluţie şi adaptare

Se spune adesea, în mod tradiţional, că frunza este organul plantei cu cea mai mare plasticitate din punct de vedere structural-adaptativ. Într-adevăr, fără a insista asupra rolului şi funcţiilor binecunoscute pe care le joacă acest organ în viaţa plantei, putem afirma că frunza este „sediul" celor mai interesante şi spectaculoase forme pe care le poate lua îndelungatul proces de evoluţie şi adaptare a plantei, pusă de multe ori în situaţia de a „alege" unele mecanisme eficiente pentru a face faţă unor factori de mediu care acţionează modelator asupra speciei.

În multe situaţii s-a observat că frunza multor specii care vegetează în condiţii grele de viaţă (salinitate, ariditate) prezintă trăsături cu totul aparte, legate de o anumită funcţionalitate a ţesuturilor foliare, în sensul unei mai bune adaptări la mediu.

Dintre acestea, foarte interesante şi de actualitate sunt structurile de tip **kranz anatomy.** S-a observat, cu mult timp în urmă că nervurile principale de la specii de *Atriplex* sunt înconjurate de o teacă de celule cubice, care conţin cloroplaste, mai mari decât cele ale altor celule din mezofil (Laetsch, 1980). Se pare că această denumire de kranz anatomy provine de la caracterizarea lui Moser (1934), ceea ce s-ar traduce prin „coroană", adică structură de tip coronar, în jurul fasciculelor conducătoare. Ulterior, acest tip de structură a fost identificat şi la unele monocotiledonate.

O strânsă conexiune a fost făcută între acest tip de structură şi plantele de tip C_4.

Este cunoscut faptul că, la majoritatea plantelor C_4, funcţionarea căii C_4 reclamă cooperarea metabolică a două tipuri de ţesuturi clorenchimatice diferite: unul extern (numit PCA, adică *photosynthetic carbon assimilative*) şi o teacă vasculară internă (ţesut numit PCR, adică *photosynthetic carbon reductive*). Aceste ţesuturi sunt dispuse concentric în raport cu celelalte ţesuturi. Această structură de tip *kranz anatomy*[3] este considerată a fi expresia celei mai intime conexiuni dintre structura plantei şi funcţie, reprezentând un şir de caracteristici structurale care au evoluat, repetat, din strămoşide tip C_3 (Muhaidat et al., 2007).

---

[3] Păstrăm forma consacrată în engleză a sintagmei, atât din cauza inutilităţii traducerii, cât mai ales a faptului că este o sintagmă atât de actuală, încât limbajul românesc va trebui, în scurt timp, să o adopte ca atare

Practic, această structură arhitecturală internă împarte fizic evenimentele biochimice ale căii metabolice C_4 în două faze principale.

În prima fază, CO_2 atmosferic este asimilat inițial sub forma acizilor C_4, de către enzima specifică țesutului PCA, adică de către fosfoenolpiruvat-carboxilază.

În a doua fază, aceşti acizi difuzează în compartimentul PCR, unde sunt decarboxilați, iar CO_2 eliberat este fixat din nou de către enzima specifică PCR, rubisco. Acest sistem bifazic C_4 măreşte nivelurile de CO_2 pentru rubisco, reducând fotorespirația şi îmbunătățind echilibrul carbonic al plantei.

Plecând de la aceste câteva considerente, exprimate aici destul de succint, interpretările şi interrelațiile care s-au putut face cu alte aspecte ale plantelor, au fost practic nemărginite.

În consecință, au fost descrise 3 subtipuri biochimice ale căii C_4, şi anume:

1. NADP-ME (NADP-malic enzime);
2. NAD-ME (NAD-malic enzime);
3. PEP-CK (fosfoenolpiruvat-carbochinază);

Aceste trei tipuri se întâlnesc la monocotiledonate, fiecare dintre ele fiind caracterizat printr-un set „clasic" de trăsături anatomice şi ultrastructurale, care se referă la numărul straturilor tecii vasculare, poziția cloroplastelor în celulele PCR, dezvoltarea cloroplastelor din PCR, numărul şi mărimea mitocondriilor, sau apariția unei lamele de suberină în pereții celulelor PCR (Gutierrez et al., 1974; Hattersley, Browning, 1981; Yoshimura et al., 2004; Ueno et al., 2005).

La dicotiledonate se întâlnesc numai tipurile NADP-ME şi NAD-ME. Aceste două subtipuri nu pot fi deosebite net pe baza caracterelor anatomice; de exemplu, cloroplastele celulelor PCR capătă o poziție centripetală atât la subtipul NADP-ME, cât şi la NAD-ME, cu puține excepții, la care cloroplastele sunt plasate centrifugal. Ca şi la monocotiledonatele C_4, cele două subtipuri pot fi deosebite printr-un dimorfism citologic accentuat între celulele PCR şi PCA (Voznesenskaya et al., 1999). Astfel, cloroplastele celulelor PCR la subtipul NADP-ME au grana mult redusă (asociată cu un raport ridicat între sistemele fotosintetice I şi II), iar cele ale celulelor PCA au grana bine dezvoltată (niveluri ridicate ale sistemelor fotosintetice I şi II). Raportul ridicat sistem fotosintetic I/sistem fotosintetic II în cloroplastele celulelor PCR la speciile NADP-ME reflectă o proporție mai ridicată a fluxului ciclic de electroni, comparativ cu

cel liniar. Situația opusă este valabilă la cloroplastele celulelor PCR ale plantelor NAD-ME.

Cu ceva timp în urmă, caracteristicile anatomice erau considerate suficiente pentru a afilia o plantă la tipul C_4, deci ca având o structură de tip kranz anatomy. Cu timpul, însă, s-a demonstrat treptat că aceste caractere nu trebuiau absolutizate, şi sunt insuficiente pentru a face clasificări categorice; în plus, s-a precizat că prezența unor structuri de acest tip nu este obligatorie pentru a o clasifica ca plantă C_4 (Shomer-Ilan, 1975).

Mai mult decât atât, corelațiile care s-au făcut între calea fotosintetică şi suportul anatomic al proceselor care se desfăşoară în cadrul acesteia au condus la clasificări ale tipurilor anatomice foliare, la *Chenopodiaceae.*

Monteil (1906) a realizat multe investigații ale limbului foliar la specii de *Chenopodiaceae*, sesizând asemănarea între tipul kranz anatomy de la *Atriplex* şi anatomia de la specii de *Salsola* şi *Suaeda.*
Cu timpul, după cum spuneam, acest „sindrom” kranz anatomy a fost identificat şi la alte familii.

Carolin et al. (1975) realizează primul studiu ultrastructural la *Chenopodiaceae*, identificând şi descriind diferite structuri anatomice; este interesant că s-au putut face anumite corelații taxonomice între grupuri diferite, arătându-se că anumite reorganizări taxonomice ar putea fi utile.

Carolin (2001) a descris tipurile anatomice de la specii de *Chenopodiaceae* pe baze anatomice şi ultrastructurale. Le redăm şi noi în continuare:

1. *Axyroid* (C_4), tipul general de dicotiledonate, cu țesut palisadic la fața superioară şi țesut lacunos la fața abaxială. Poate să fie o teacă parenchimatică, mai mult sau mai puțin evidentă, având celule cu pereții subțiri, în jurul fasciculelor conducătoare. Cloroplastele din celulele mezofilului sunt uşor mai mari decât cele din celulele tecii vasculare; în ambele tipuri de celule, acestea au pachete granare mici şi conțin amidon. Mitocondriile nu sunt numeroase la nici un tip de celulă.

2. *a Corispermoid* (C_3), la care nu există nici o diferență între țesutul palisadic şi cel lacunos, sau aceasta este foarte mică. Celulele interne ale mezofilului tind să aibă vacuole mari şi puține cloroplaste, fiind asemănătoare cu cele ale tecii parenchimatice vasculare.

2. *b Austrobassoid* (C_3), la care țesutul acvifer separă teaca vasculară de planul central al țesuturilor vasculare; la fața abaxială, frunza poate să nu aibă țesut palisadic.

Diferența dintre aceste două subtipuri este oarecum arbitrară.
3. *a Neokochoid* (C_3), asemănător cu cel Austrobassoid, dar cu o rețea de fascicule periferice care formează o rețea chiar dedesubtul clorenchimului şi nu în planul central al țesutului vascular. Fasciculul principal este separat de clorenchim printr-un strat de celule ale tecii vasculare.
3. *b Sympegmoid* (C_3), asemănător cu tipul neokochoid, dar fasciculul conducător este separat de clorenchim prin câteva straturi de celule acvifere, existând o uşoară diferențiere a tecii parenchimatice.
4. *Atriplicoid* (C_4), la care celulele kranz formează o teacă parenchimatică în jurul fasciculelor, cu excepția unei porțiuni libere la fața abaxială, iar celulele sunt aranjate radiar. Pereții celulelor kranz sunt mai groşi decât cei ai celulelor mezofilului. Cloroplastele celulelor kranz conțin mai multe granule de amidon decât cele ale celulelor mezofilului, deşi ambele tipuri de celule au grana bine dezvoltată. Celulele kranz conțin mai multe mitocondrii, aflate între plastide alungite.
5. *Kochioid* (C_4), la care celulele kranz formează arcuri de-a lungul xilemului fasciculelor periferice. Multe frunze au țesut acvifer extins. Există un fascicul principal şi câteva fascicule periferice, cu care celulele kranz formează o teacă parțială. La fasciculul principal, această teacă se găseşte la fața adaxială, dar adesea nu mai este vizibilă către baza frunzei. La *Kochia scoparia*, țesutul acvifer central este redus şi fasciculele laterale, opuse unul față de altul, sunt comasate, iar celulele kranz formează o teacă parțială, întreruptă lateral. Pereții celulelor kranz sunt mai groşi decât cei ai celulelor mezofilului, nefiind o creştere evidentă a numărului de mitocondrii. Cloroplastele celulelor kranz tind să fie centripetale, având grana bine dezvoltate, cu granule de amidon evidente. De obicei, există un singur strat de celule ale mezofilului, şi în secțiune transversală par să fie majoritatea în contact cu celulele kranz.
6. *Salsoloid* (C_4), asemănător cu cel Kochioid, cu excepția fapului că atât celulele kranz (clorenchim intern), cât şi celulele externe (clorenchim extern) tind să formeze straturi complete în jurul frunzei. Există o rețea periferică de țesut vascular, asociată cu celulele kranz, dar fasciculul principal este situat într-o poziție clar centrală. Mezofilul este în general unistratificat, deşi uneori poate exista o hipodermă. Ultrastructura ambelor tipuri de celule este destul de asemănătoare cu cea de la tipul Kochioid, cu excepția faptului că celulele kranz au vacuole mai mici decât la tipul precedent.

7. *Suaedoid* (C_4), la care celulele kranz formează un strat mai mult sau mai puțin complet între țesutul acvifer şi țesutul palisadic. Țesutul vascular formează o rețea în planul lateral şi nu există o rețea periferică vasculară. Plastidele celulelor kranz tind să fie centripetale, având mai multe grana decât celulele mezofilului; plastidele au granule de amidon mari. Celulele kranz au o vacuolă mai mare şi multe mitocondrii.
8. *Sarcocornoid* (C_3), la care există 2-3 straturi neregulate de clorenchim, cu spații aerifere mari, în special în apropierea stomatelor. Benzile vasculare periferice sunt de multe ori depărtate de clorenchim; acesta este mai mult sau mai puțin bine delimitat de țesutul acvifer.
9. *Halosarcoid* (C_4), cu două straturi distincte de celule care conțin cloroplaste. Celulele stratului extern au spații intercelulare mici, cu excepția celor din apropierea stomatelor, unde sunt în mod evident mai mari. Cloroplastele au granule de amidon rare, grana bine definite, dar mai mici. Pot să existe grupe izolate de celule nefotosintetice, răspândite printre celulele care conțin cloroplaste. Celulele stratului intern tind să fie izodiametrice, au pereți mai groşi şi mitocondrii mai numeroase decât cele ale stratului extern. Cloroplastele celulelor interne tind să fie centrifugale, cu grana mici şi granule de amidon de regulă mai mari. Fasciculele periferice sunt adesea apropiate de stratul intern de celule Kranz.

Noi am evidențiat la *Atriplex tatarica* un asemenea tip de structură, care se încadrează în tipul atriplicoid (Jacobs, 2001; Muhaidat et al., 2007) (Fig. 128).

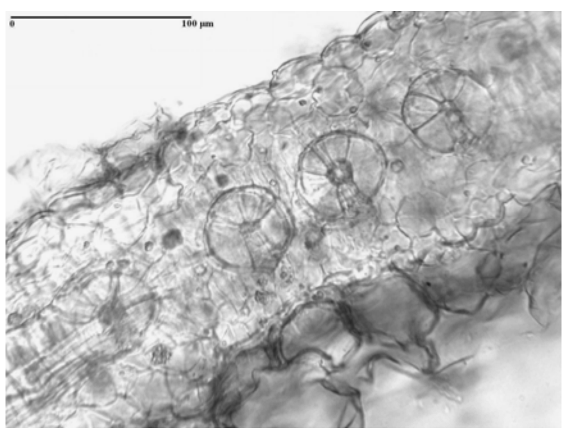


Fig. 128. *Atriplex tatarica*: secțiune transversală prin limbul foliar; se observă coroana de celule radiare în jurul fasciculelor conducătioare (după Grigore şi Toma, 2008)

Acest tip de structură a fost evidențiat şi la alte specii de *Atriplex*: *A. lampa* (Pyykkö, 1966) şi *A. buchananii* (Troughton şi Card, 1974). O structură asemănătoare a fost pusă în evidență şi la *Atriplex sibirica* de către Gamaley (1985) (Fig. 129).

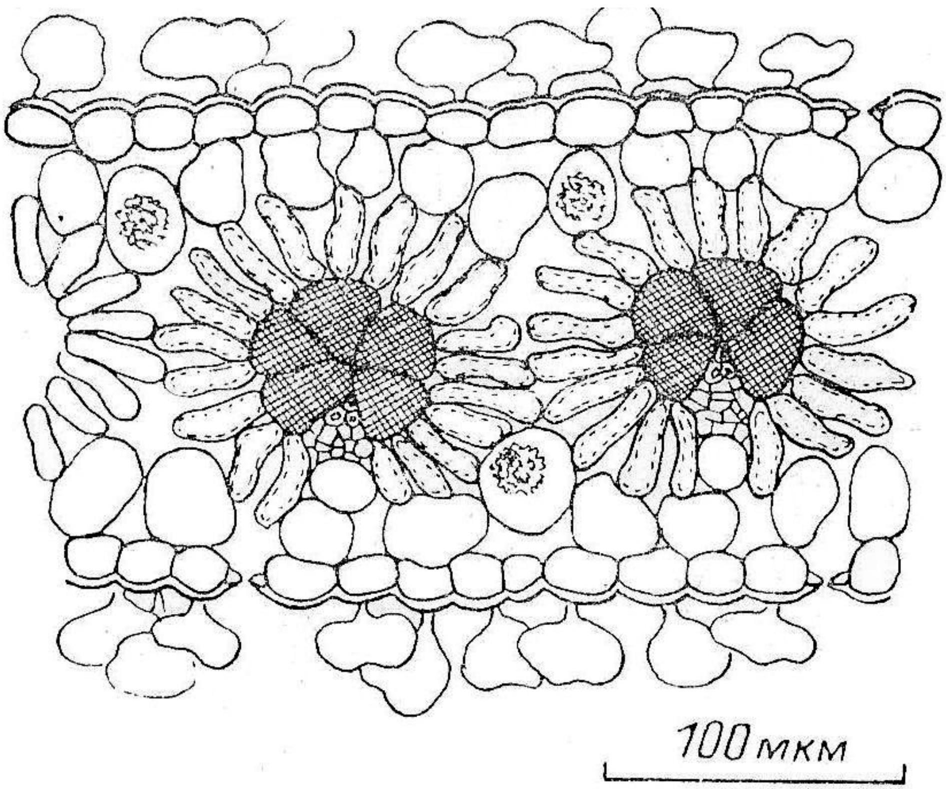


Fig. 129. Tipul atriplicoid la *Atriplex sibirica* (după Gamaley, 1985)

La *Petrosimonia triandra* şi *P. oppositifolia,* alte două specii de halofite obligatorii pe care le-am investigat, am evidențiat tipul anatomic kochioid (Fig. 130, 131). Secțiunile transversale trebuie analizate cu multă atenție, deoarece continuitatea/discontinuitatea clorenchimului intern sunt factori de "diagnostic" cert. Acest tip este foarte asemănător cu cel salsoloid, singura diferență fiinf faptul că, în acest caz, straturile concentrice sunt continuue (Gamaley, 1985; Voznesenskaya, 1999; Jacobs, 2001; Muhaidat et al., 2007; Pyankov et al., 1997; Pyankov et al., 2001).

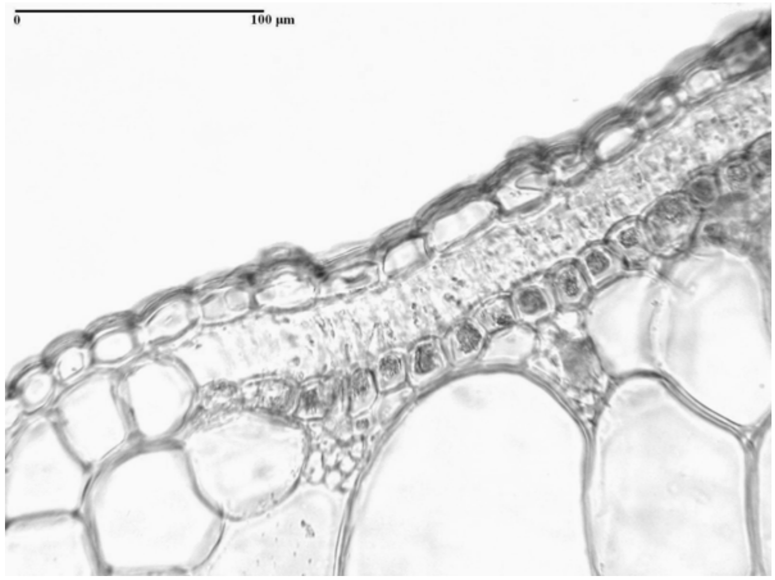


Fig. 130. Secțiune transversală prin limbul foliar de *P. oppositifolia*
(după Grigore şi Toma, 2008)

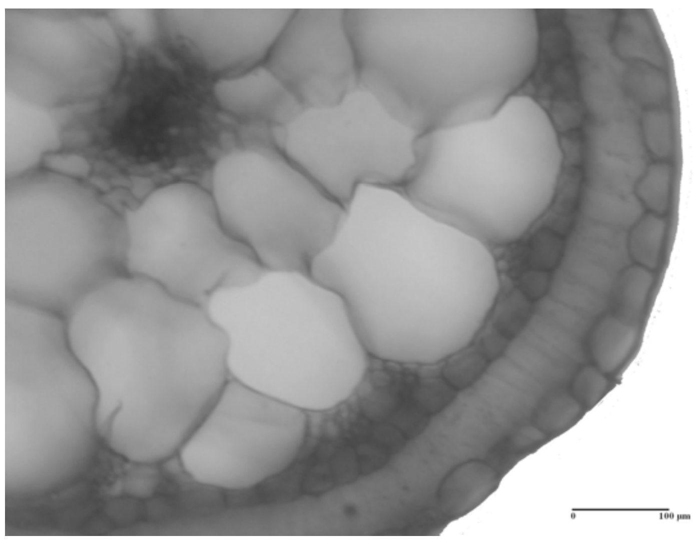


Fig. 131. Secțiune transversală prin limbul foliar de P. *triandra*
(Grigore, date nepublicate)

La o altă specie de sărătură pe care am investigat-o, *Camphorosma annua*, am evidențiat același tip anatomic, kochioid (Fig. 132).

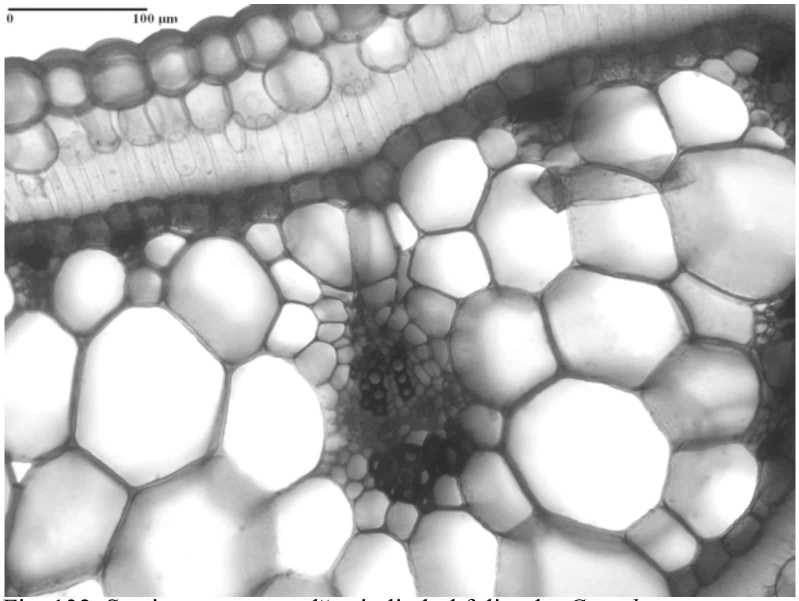


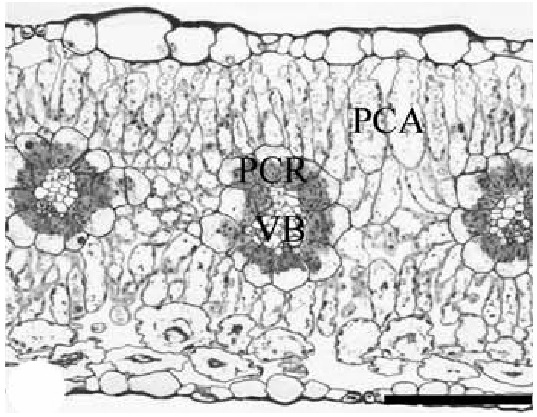
Fig. 132. Secțiune transversală prin limbul foliar de *Camphorosma annua* (după Grigore şi Toma, 2008)

Față de celelalte specii pe care le-am citat mai sus se poate observa la aceasta din urmă prezența unui strat hipodermic.

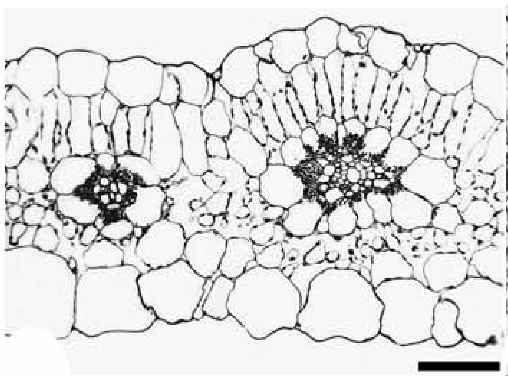
Muhaidat et al. (2007) au trecut în revistă diversitatea structurală a sindromului Kranz anatomy la dicotiledonate. Ei au pus în evidnță tipul anatomic atriplicoid la speciile: *Blepharis ciliaris* (Fig. 133a), *Cypselea humifusa* (Fig. 133b), *Zaleya pentandra* (Fig. 133c), *Trianthema portulacastrum* (Fig. 133d), dar şi la două specii de *Atriplex*: *A.rosea* (Fig. 134a) ş*i A. polycarpa* (Fig. 134b); tipul anatomic kochioid a fost evidențiat la *Kochia scoparia* (Fig. 135) şi *Zygophyllum simplex* (Fig. 136), dar şi la *Bassia hyssopipholya*, de către Gamaley (1985) (Fig. 137).

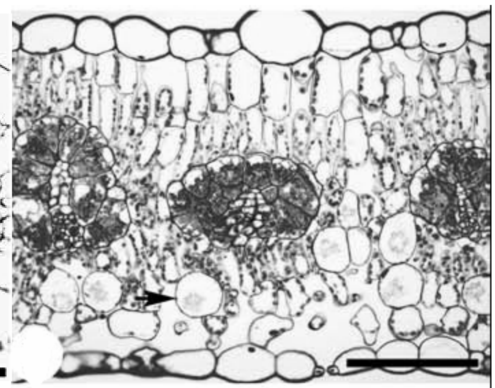
Muhaidat et al. (2007) au mai analizat tipul anatomic salsoloid, la *Salsola kamarovii* (Fig. 138) şi cel suaedoid, la *Suaeda vermiculata* (Fig. 139).

Gamaley (1985) a caracterizat tipul salsoloid la *Salsola collina* (Fig. 140) şi pe cel suaedoid la *Suaeda arcuata* (Fig. 141).

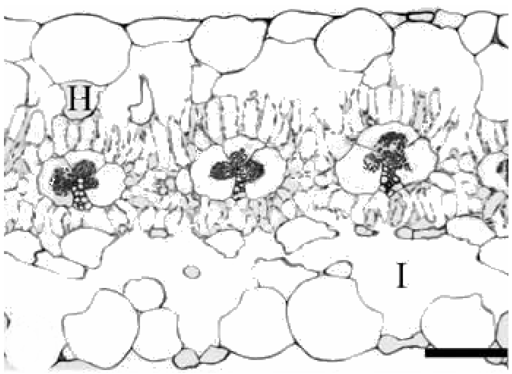


a.



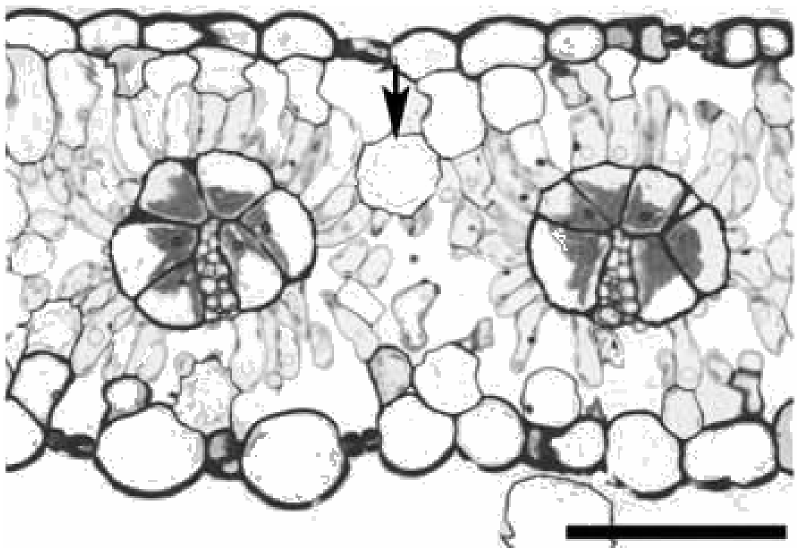


b. c.

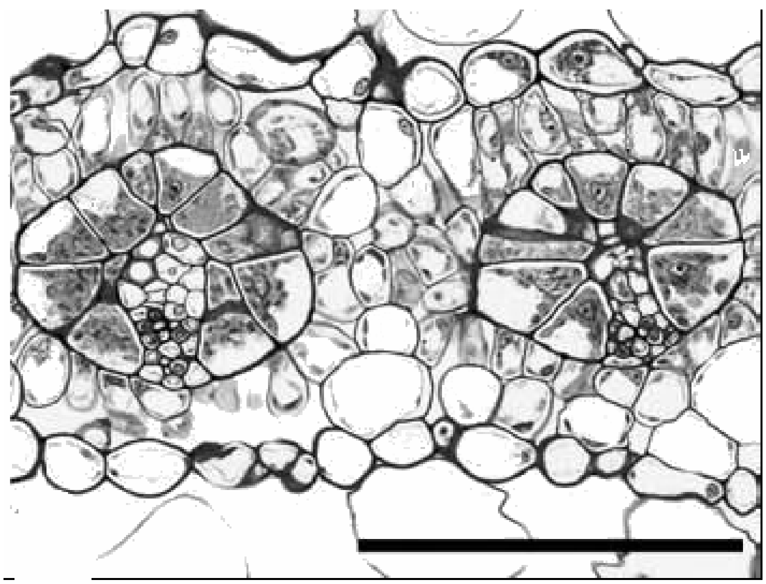


d.

Fig. 133. Tipul anatomic atriplicoid la *Blepharis ciliaris* (a), *Cypselea humifusa* (b), *Zaleya pentandra* (c), *Trianthema portulacastrum* (d) (VB – fascicul vascular; PCA – photosynthetic carbon assimilative; PCR – photosynthetic carbon reductive) (după Muhaidat et al., 2007)



a



b

Fig. 134. Tipul atriplicoid la *A. rosea* (a) şi *A. polyxapa* (b) (după Muhaidat et al., 2007)

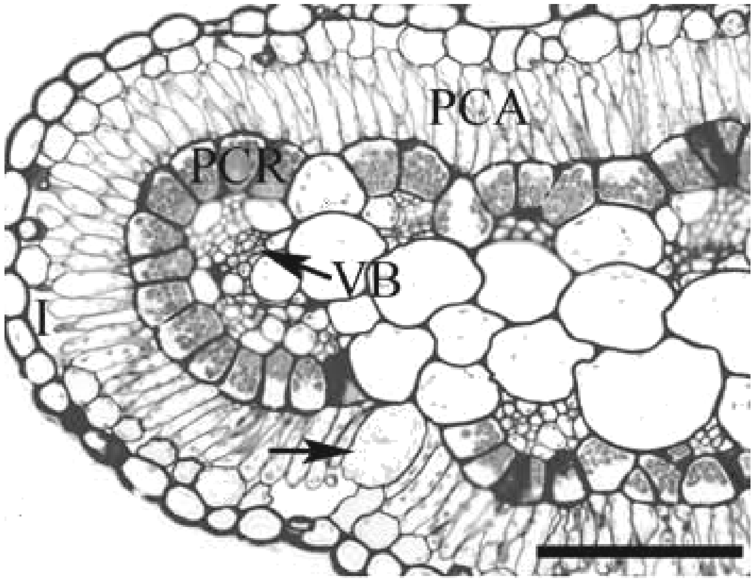


Fig. 135 Tipul kochioid la *Kochia scoparia* (VB – fascicul vascular; PCA – photosynthetic carbon assimilative; PCR – photosynthetic carbon reductive)
(după Muhaidat et al., 2007)

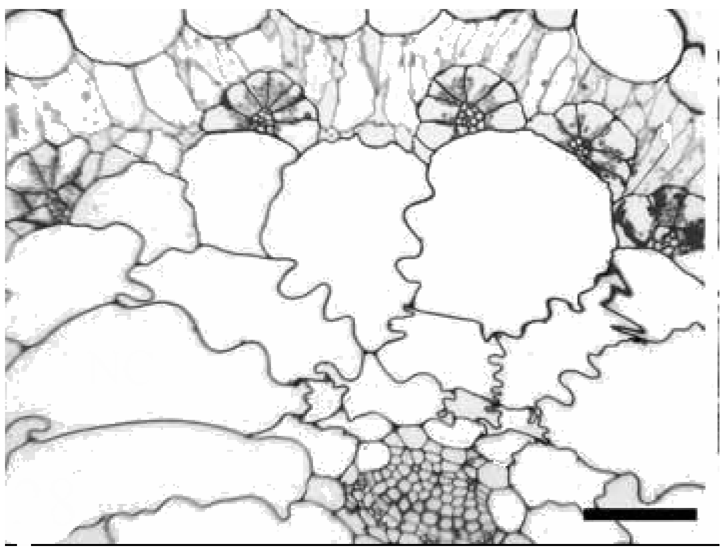


Fig. 136 Tipul kochioid la *Zygophyllum simplex* (după Muhaidat et al., 2007)

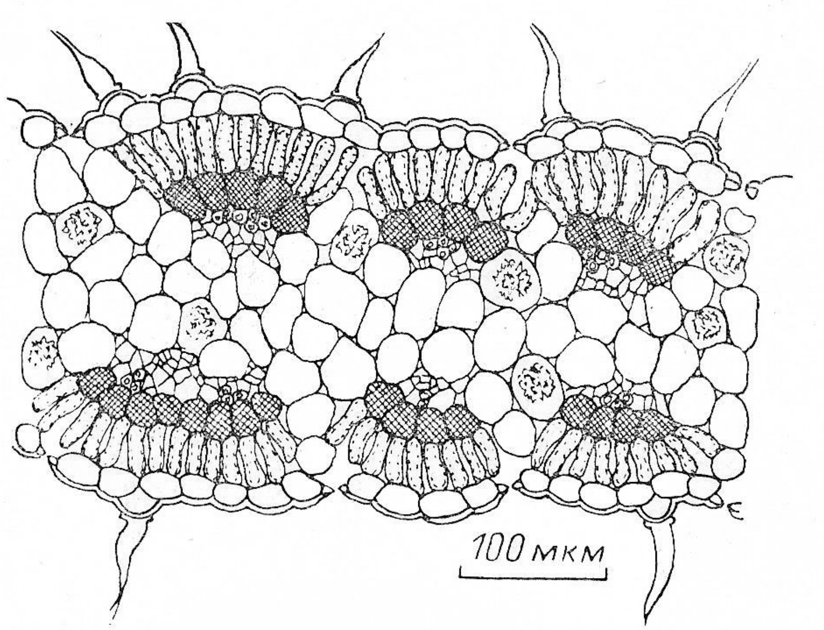


Fig. 137 Tipul anatomic kochioid la *Bassia hyssopifolia*
(după Gamaley, 1985)

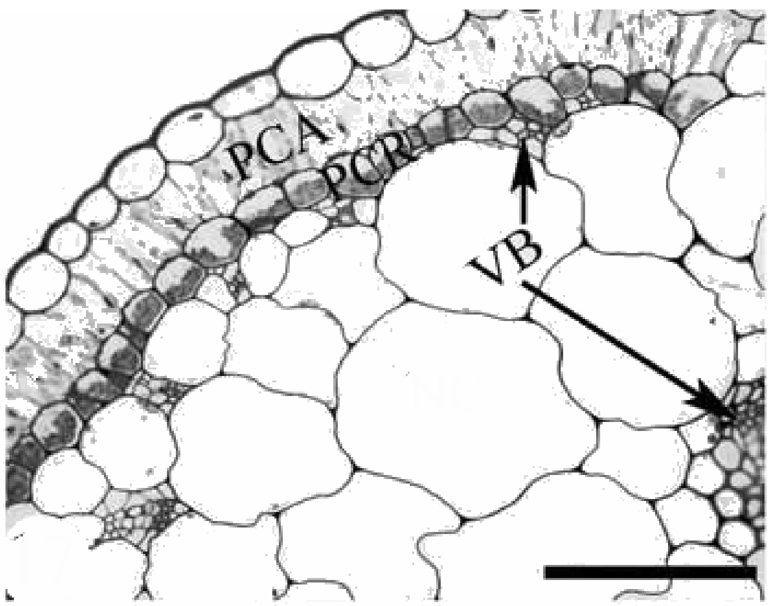


Fig. 138. Tipul anatomic salsoloid la *Salsola kamarovii* (VB – fascicul vascular; PCA – photosynthetic carbon assimilative; PCR – photosynthetic carbon reductive) (după Muhaidat et al., 2007)

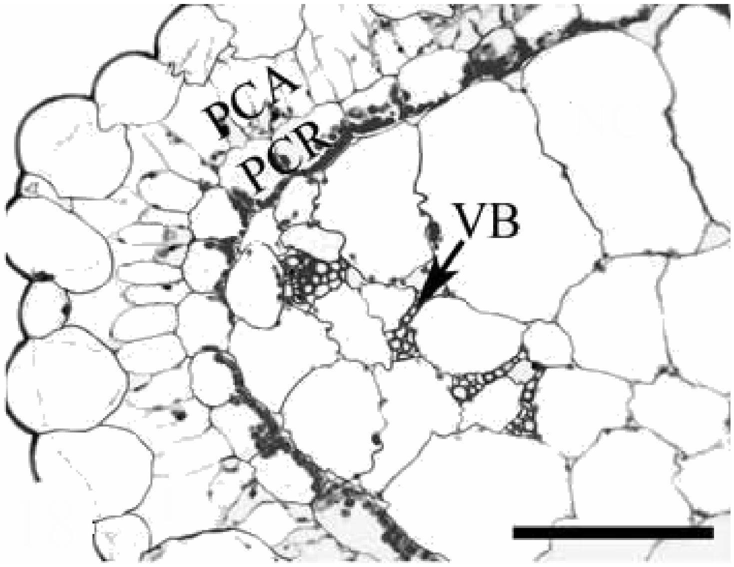


Fig. 139 Tipul anatomic suaedoid la *Suaeda vermiculata* (VB – fascicul vascular; PCA – photosynthetic carbon assimilative; PCR – photosynthetic carbon reductive) (după Muhaidat et al., 2007)

Am discutat cu altă ocazie (Grigore şi Toma, 2008) implicațiile evolutive, adaptative ale acestor tipuri de structuri foliare, întâlnite la plantele C_4.

S-a arătat că acest tip funcțional reprezintă, de fapt, o strategie ecologică importantă la multe plante deşertice, în special specii de *Atriplex*, şi la cele din regiuni saline. La aceste specii, cheia adaptării constă în abilitatea de a-şi menține dezvoltarea în condiții de temperatură ridicată şi uscăciune, atunci când speciile C_3 sunt latente, ceea ce facilitează reducerea competiției interspecifice pentru apă. Ratele fotosintetice maximale la aceste specii C_4 nu sunt în general mai mari decât la plantele concurente C_3, dar eficiența folosirii apei este mai mare (Keeley şi Rundel, 2003).

Numeroase alte studii au întărit ideea conform căreia aceste plante, cu adaptările pe care le-am punctat, posedă, cel puțin teoretic, un avantaj adaptativ-ecologic față de alte specii. Este vorba de specii care vegetează în ceea ce s-ar putea cataloga ca habitate „extreme" (deşerturi, sărături).

De exemplu, s-a demonstrat că în deşerturile din China, 64,4 % din totalul speciilor înregistrate erau specii C_4 de dicotiledonate; 36 % din speciile de *Chenopodiaceae* (în special reprezentanți ai genurilor *Anabasis, Atriplex, Kochia, Salsola, Suaeda*) prezintă tipul fotosintetic C4, sugerându-se că aceste specii au o mai mare toleranță la factorii de mediu stresanți.

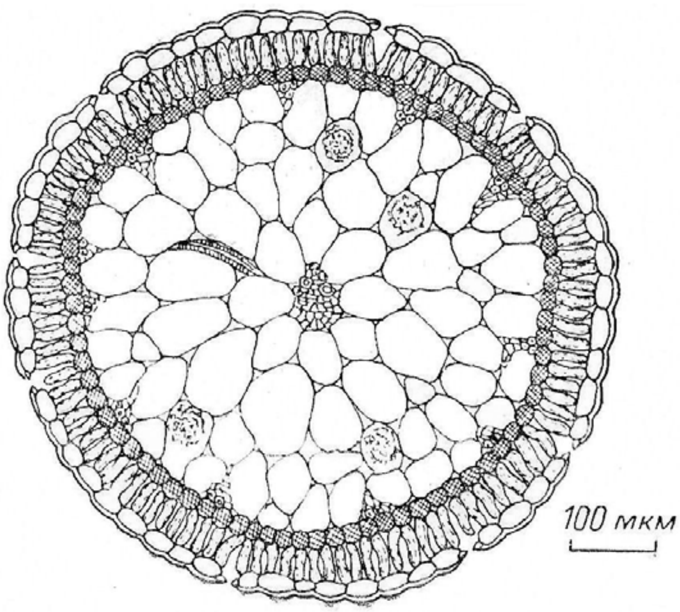


Fig. 140 *Salsola collina*, tip anatomic salsoloid (după Gamaley, 1985)

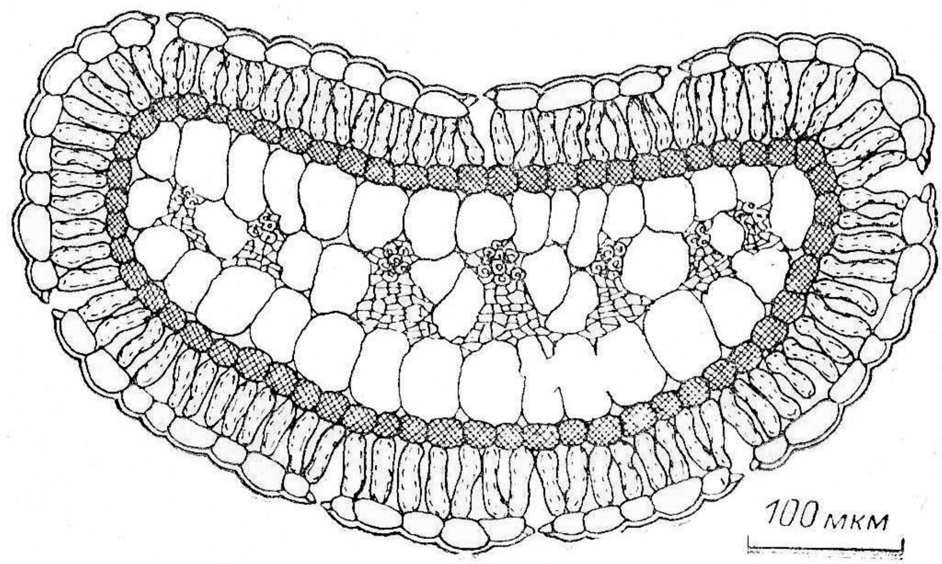


Fig. 141. *Suaeda arcuata*, tip anatomic suedoid (după Gamaley, 1985)

Un alt studiu realizat asupra căilor fotosintetice la familia *Chenopodiaceae* din Asia, Africa şi Europa (Akhani, Trimborn, Ziegler, 1997) a reliefat faptul că există o legătură strânsă între anumite morfotipuri speciale şi tipul fotosintetic respectiv; s-a demonstrat că halofitele şi xerofitele cu tulpini articulate, de tipul *Anabasis*, sunt exclusiv C_4. Halofitele suculente şi xerohalofitele sunt predominant C_4.

Pyankov et al. (2000) au realizat un studiu referitor la plantele C_4 din Mongolia; Chenopodiaceele ocupă primul loc din acest punct de vedere (41 de specii). În plus, chenopodiaceele C_4 reprezintă 45 % din numărul total de specii de *Chenopodiaceae* şi sunt foarte importante din punct de vedere ecologic mai ales în regiunile aride şi saline.

Speciile care prezintă tipul anatomic salsoloid (NADP-ME), cum ar fi de tipul *Halohylon ammodendron* şi *Iljinia regelii*, precum şi specii de *Salsola* şi *Anabasis,* s-au dovedit a fi cele mai rezistente la stresul impus de factorii de mediu. Mare parte din speciile de *Chenopodiaceae* C_4 sunt halofite suculente, vegetând în medii saline şi deşertice.

Bibliografie

1. AKHANI H., TRIMBORN P., ZIEGLER H., 1997 – Photosynthetic pathways in *Chenopodiaceae* from Africa, Asia and Europe with their ecological, phytogeographical and taxonomical importance. Plant. Syst. Evol., 206 (1-4): 187-221 (abstract)
2. CAROLIN R.C., JACOBS S. W. L., VESK M., 1975 – Leaf structure in *Chenopodiaceae*. Bot. Jahr. Syst. Pflanzengeschichte and Pflanyengeographie, 95: 226-255
3. GAMALEY I. B., 1985 - Variații kranț - anatomii u rastenii pustyni Gobi i Karakumi (The variations of the Kranz-anatomy in Gobi and Karakum plants). Bot. Jurn. SSSR*,* 70: 1302-1314
4. GRIGORE M. N., TOMA C., 2008 - Ecological anatomy of halophyte species from the *Chenopodiaceae* family. Advanced Topics on Mathematical Biology and Ecology (Proceedings of the 4th WSEAS International Conference on Mathematical Biology and Ecology –MABE '08, Acapulco, Mexico, January 25-27, 2008): 62-67
5. GUTTIEREZ M., GRACEN V. F., EDWARDS G. E., 1974 – Biochemical and cytological relationships in C_4 plants. Planta, 119: 279-300
6. HATTERSLEY P. W., BROWNING A. J., 1981 – Occurrence of the suberized lamella in leaves of grasses of different photosynthetic types. I. In parenchymatous bundle sheats and PCR ("Kranz") sheaths. Protoplasma, 109: 371-401
7. JACOBS S.W.L, 2001 - Review of leaf anatomy and ultrastructure in the *Chenopodiaceae (Caryophyllales).* J. Torrey Bot. Soc., 128: 236-253
8. KEELEY J. E., RUNDEL O. W., 2003 - Evolution of CAM and C_4 carbon-concentrating mechanisms. Int. J. Plant Sci., 164 (3 Suppl.): 55-77
9. LAETSCH W. M., 1968 – Chloroplast specialization in dicotyledons possessing the C4 – dicarboxylic acid pathway of photosynthetic CO_2 fixation. Am. J. Bot., 55: 875-883
10. MONTEIL P., 1906 – Anatomie compareé de la feuille des *Chenopodiacees*. Travaux de Laboratoire de Matiere Medicale de l'École Supérieure de Pharmacie de Paris, 4: 5-156

11. MOSER H., 1934 - Untersuchungen űber die Blattstruktur von *Atriplex* Arten und ihre Beziehungen zur Systematic. Beih. Bot. Centralbl., 52: 378-388
12. MUHAIDAT R., SAGE R. F., DENGLER N. G., 2007 - Diversity of Kranz anatomy and biochemistry in C_4 eudicots. Am. J. Bot., 94 (3): 362-381
13. PYANKOV V., VOZNESENSKAYA V., KONDRATSCHUK ALEXANDRA V., BLACK C. C., 1997 - A comparative anatomical and biochemical analysis in *Salsola (Chenopodiaceae)* species with and without a Kranz type leaf anatomy: a possible reversion of C_4 to C_3 photosynthesis. Am. J. Bot., 84(5): 597-606
14. PYANKOV V., ARTYUSHEVA E.G., EDWARDS G.E., BLACK C. C. Jr., Soltis P. I., 2001 - Phylogenetic analysis of tribe *Salsoleae* (*Chenopodiaceae*), based on ribosomal ITS sequences: implications for the evolution of photosynthesis types. Am. J. Bot., 88 (7): 1189-1198
15. PYANKOV V. I., GUNIN P. D., TSOOG S., BLACK C. C., 2000 - C4 plants in the vegetation of Mongolia: their natural occurrence and geographical distribution in relation to climate. *Oecologia*, 123 (1): 15-31(abstract)
16. PYYKKÖ M., 1966 - The leaf anatomy of East Patagonian xeromorphic plants. Ann. Bot. Fennici, 3 (3): 453-622
17. SHOMER-ILAN A., BEER S., WAISEL, Y., 1975 - *Suaeda monoica,* a C_4 plant without typical bundle sheats. Plant. Physiol., 56: 676-679
18. TROUGHTON J.H., CARD K. A., 1974 - Leaf anatomy of *Atriplex buchananii.* New Zeal. Journ. Bot*.,* 12: 167-177
19. UENO O., YOSHIMURA Y., SENTOKU N., 2005 – Variation in the activity of some enzymes of photorespiratory metabolism in C4 grases. Ann. Bot., 96: 863-869
20. VOZNESENSKAYA E. V., 1999 - Anatomy, chloroplast structure and compartmentation of enzymes relative to photosynthetic mechanisms in leaves and cotyledons of species in the tribe *Salsoleae (Chenopodiaceae)*. Journ. Exp. Bot., 50 (341): 1779-1795
21. WANG R.Z., 2007 - C_4 plants in the deserts of China: occurrence of C_4 photosynthesis and its morphological functional types. Photosynthetica, 45(2): 167-171

22. YOSHIMURA Y., KUBOTA F., UENO O., 2004 – Structural and biochemical bases of photorespiration in C_4 plants: quantification of organelles and glycine decarboxylase. Planta, 220: 307-317

Tipar digital realizat la:

EDITURA ŞI TIPOGRAFIA PIM
Şoseaua Ştefan cel Mare şi Sfânt nr. 4, Iaşi – 700497
Tel.:0730.086.676; Fax: 0332.440.730
E-mail: editura@pimcopy.ro
www.pimcopy.ro